

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
Departamento de Genética



TESIS DOCTORAL

**Estudio del polimorfismo de la concha y de la variación de la
frecuencia de quiasmas en poblaciones naturales pirenaicas
del gasterópodo *Cepaea nemoralis* (L.)**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR

María Ángeles Ramos Sánchez

Madrid, 2015

María de los Angeles Ramos Sánchez

TP
1983
032



x-53-009881-3

ESTUDIO DEL POLIMORFISMO DE LA CONCHA Y DE LA VARIACION
DE LA FRECUENCIA DE QUIASMAS EN POBLACIONES NATURALES
PIRENAICAS DEL GASTEROPODO CEPAEA NEMORALIS (L.)

Departamento de Genética
Facultad de Ciencias Biológicas
Universidad Complutense de Madrid
1983



BIBLIOTECA

Colección Tesis Doctorales. Nº

32/83

© **M^a Angeles Ramos Sánchez**
Edita e imprime la Editorial de la Universidad
Complutense de Madrid. Servicio de Reprografía
Noviciado, 3 Madrid-8
Madrid, 1983
Xerox 9200 XB 480
Depósito Legal: M-4103-1983

M^a ANGELES RAMOS SANCHEZ

ESTUDIO DEL POLIMORFISMO DE LA CONCHA Y DE LA VARIACION DE LA FRECUENCIA
DE QUIASMAS EN POBLACIONES NATURALES PIRENAICAS DEL GASTEROPODO Cepaea
nemoralis (L.).

DIRECTOR: EUGENIO ORTIZ DE VEGA
Catedrático de Genética
Profesor de Investigación y
Director del Museo Nacional de
Ciencias Naturales (C.S.I.C.)

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
Facultad de Ciencias Biológicas
Año : 1980

A mi madre.

A Enrique.

AGRADECIMIENTOS:

Al Prof.Dr.D. Eugenio Ortiz de Vega, bajo cuya dirección y orientación fué posible la realización de este trabajo.

Al Prof. Dr.D. Carlos Fanjul, que amablemente aceptó ser ponente de esta Tesis, por sus valiosos consejos y juicios críticos sobre este trabajo.

Al Dr.D. Eduardo Torroja, por su constante y desinteresada ayuda.

A los Drs. Luis Villar y Juan Puig-de-fábregas, del Centro Pirinaico de Biología Experimental (C.S.I.C.) de Jaca por su ayuda en la clasificación de plantas y aportación de datos climatológicos respectivamente.

A José Serrano, Beatriz Fernandez-Briss, Antonio Palanca, y Enrique Garcia Platero, que me han ayudado en la recolección y marcado de las muestras.

A la Srta. M^a Carmen Pastoriza, Pilar Carrero y M^a Carmen Martinez por su inestimable dedicación en la elaboración del manuscrito.

A mis compañeros y especialmente a Teresa Aparicio, José Serrano y Ana Pollo, por su desinteresado apoyo moral y ayuda material en la conclusión de este trabajo.

INDICE

	<u>Pagina</u>
I.- INTRODUCCION.....	1
1.1.- Antecedentes y planteamiento del problema	2
1.2.- El polimorfismo de la especie <u>Cepaea nemoralis</u>	8
1.2.1.- Color de la concha	8
1.2.2.- Sistema de bandas	9
1.2.3.- Pigmentación de las bandas	9
1.2.4.- Fusiones de bandas	10
1.2.5.- Peristoma	11
1.2.6.- Tamaño de la concha	11
1.3.- La base genética del polimorfismo	12
1.3.1.- Determinación genética del color de la concha	12
1.3.2.- Determinismo genético del sistema de bandas	13
1.3.3.- Determinismo genético de la pigmentación de las bandas	14
1.3.4.- Determinismo genético de las fusiones de bandas	16
1.3.5.- Determinismo genético del color del peristoma	16
1.3.6.- Determinismo genético del tamaño de la concha	16
II.- MATERIAL Y METODOS	20
2.1.- Biología de la especie	21
2.2.- Repartición geográfica	23
2.3.- Características del área estudiada	26
2.3.1.- Geología y relieve	26
2.3.2.- Clima	30
2.3.3.- Vegetación	42
2.4.- Las colonias estudiadas	44
2.5.- Problemas y método de muestreo	45

2.5.1.- Fidelidad del muestreo	45
2.5.2.- Efectivo de las muestras	47
2.5.3.- Estimación de la densidad de las colonias	48
2.5.4.- Estimación del tamaño de la concha	50
2.5.5.- Estimación de la diversidad de las colonias	51
2.6.- Análisis citogenético	52
2.6.1.- Mitosis	54
2.6.2.- Meiosis	56
III.- ESTUDIO DEL POLIMORFISMO	75
3.1.- Rasgos generales del polimorfismo de <i>C. nemoralis</i> en el área bajo estudio	76
3.2.- El polimorfismo en los distintos valles	84
3.2.1.- Las colonias del valle del Caldarés	84
3.2.2.- Las colonias del valle de Aragón (Canfranc).....	95
3.2.3.- Las colonias del valle del Esca	108
3.2.4.- Las colonias del valle de Salazar	125
3.2.5.- Asociación entre pares de caracteres	142
3.3.- Los factores de la diversidad	149
3.3.1.- Las fluctuaciones fortuitas	149
3.3.2.- Los factores selectivos	154
3.4.- Variación en el tamaño de la concha	157
3.5.- Discusión	168
3.5.1.- El polimorfismo	168
3.5.2.- El tamaño de la concha	173

Página

IV.- ANALISIS CITOGNETICO	176
4.1.- Mitosis	177
4.1.1.- Número,tamaño y forma de los cromosomas	177
4.1.2.- Estudio del proceso mitótico	178
4.2.- Meiosis	179
4.3.- Análisis de la frecuencia y variación de quiasmas	206
4.3.1.- Resultados	206
4.3.2.- Discusión	208
V.- RESUMEN Y CONCLUSIONES	216
VI.- BIBLIOGRAFIA	220

I.- INTRODUCCION

1.1.- ANTECEDENTES Y PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.

FORD (1940), define el polimorfismo como la ocurrencia conjunta en un mismo hábitat de dos o más formas discontinuas de una especie en proporciones tales que la más rara de ellas no puede ser mantenida en la población simplemente por mutación recurrente.

Este fenómeno ha despertado generalmente gran interés por sus implicaciones tanto genéticas como evolutivas, pues la presencia de dos o más formas distintas requiere un equilibrio de fuerzas selectivas, que las mantenga en la población (SHEPPARD, 1958). FISHER (1930) ha demostrado que si esto no fuera así, entonces una de las variedades incrementaría su frecuencia hasta la total exclusión de las otras.

El polimorfismo está sumamente extendido en el reino animal, desde los protozoos a los vertebrados, siendo muy numerosa y extensa la bibliografía sobre este tema (MAYR, 1963).

El polimorfismo resulta de la existencia simultánea en una población de varios factores genéticos (alelos u ordenaciones de los mismos) con efectos fenotípicos discontinuos. Siendo varias las causas que pueden explicar el mantenimiento de los mismos en las poblaciones naturales: la mutación como fuente primaria de la variabilidad genética, la selección normalizadora, la selección equilibrada y los procesos dispersivos. La selección equilibrada incluye, entre otros, la sobredominancia, y la selección diversificadora y ésta última a su vez comprende la selección dependiente de la frecuencia (DOBZHANSKY, 1970).

En el análisis de la base genética del polimorfismo, solo se ha profundizado en ciertos casos como en el gasterópodo Cepaea nemoralis según se expone. El polimorfismo de la concha de esta especie ha atraído durante mucho tiempo la atención de los biólogos. El color de la concha la presencia o ausencia de bandas, las modificaciones tanto numéricas como de

pigmentación de las mismas y el color del peristoma, determinan una variedad de fenotipos que coexisten en casi todas las poblaciones conocidas.

Diversos autores han intentado establecer correlaciones entre composición fenotípica de las colonias y características del biotopo, tratando de explicar la variabilidad de las colonias y el mantenimiento del polimorfismo. Así, SCHILDER (1926), señala que un terreno con fuerte insolaración provoca la ausencia de bandas, al menos en la parte superior de la concha, BOETTGER en 1931, constata la ausencia de individuos con concha amarilla en los bosques y la presencia de éstos en los medios expuestos, sugiriendo la naturaleza de los factores selectivos en juego. SCHNETTER (1950), sugiere en el caso de C.hortensis, una ventaja de los individuos amarillos sin bandas en los lugares secos y cálidos, lo que deja entrever la mayor resistencia de estos morfos.

Otros investigadores como HALDANE, DIVER, DOBZHANSKY y MAYR, han planteado la posibilidad de que estén implicados fenómenos aleatorios en el origen de esta diversidad. SCHILDER (1950) por su parte, conviene en que, aunque los morfos de C.hortensis están relacionados con factores ambientales, la variabilidad de C.nemoralis es independiente de su entorno. No obstante este trabajo no está fundado sobre el estudio sistemático de poblaciones, sino que es más bien especulativo.

El estudio de esta especie en relación a los factores evolutivos que afectan a las poblaciones naturales, ha llegado a adquirir una gran importancia a partir de los trabajos de CAIN y SHEPPARD (1950) en Inglaterra y LAMOTTE (1951) en Francia.

La especie C.nemoralis reconocida por los autores ingleses como la más polimorfa de la fauna europea, ha servido para el establecimiento de los primeros resultados fundados sobre bases estadísticas y experimentales sólidas. SHEPPARD (1951) pone de manifiesto la acción de una forma

de selección natural diversificante, demostrando la eficiencia de la selección visual por depredadores en dos colonias próximas a Oxford. Esta hipótesis explica las correlaciones observadas en dicha región entre la composición fenotípica de las colonias y el medio en que viven. En la misma época, LAMOTTE (1951), concluye que la diversidad de las frecuencias del carácter sin bandas se debe esencialmente a fluctuaciones fortuitas relacionadas con el efectivo restringido de las poblaciones, que en diversas colonias enmascara su relación con el medio, demostrando además, la ineficacia de la selección visual. Además, señala que el color de la concha ligada al sistema de bandas debe tener efectos fisiológicos ventajosos, explicando esta relación por la influencia de factores microclimáticos.

La polémica sobre la eficacia de la selección visual y de las fluctuaciones fortuitas ha distinguido a las escuelas inglesas y francesas respectivamente.

Gran número de autores ingleses han comprobado la existencia de la selección visual señalada por CAIN y SHEPPARD, bien dando pruebas de ella (ALLEN, 1974, CAMERON, 1969c, CARTER, 1968a, CLARKE, 1969), o bien interpretando la correlación fenotipo-ambiente como resultado de la misma (CURREY, ARNOLD y CARTER, 1964; CARTER, 1968b; BANTOCK, 1971). Esta misma hipótesis ha sido aplicada por CAIN y CURREY (1963) para explicar los "efectos de área", los cuales son definidos por GOODHART (1963) como la presencia constante de un fenotipo en un área extensa, en la que pueden existir diferencias de biotopo y asociadas a un cambio brusco de la frecuencia entre dos áreas contiguas.

Otros autores han puesto de manifiesto que, si bien la selección visual puede ser efectiva en ciertas áreas en otras, o no existe o bien no ejerce una presión selectiva importante y por tanto ésta no es la principal causa de la diversidad entre colonias.

Un buen número de investigadores han puesto de manifiesto que los factores selectivos climáticos o microclimáticos pueden explicar el ajuste fenotípico de algunas poblaciones a su ambiente (LAMOTTE, 1959, 1966, 1968a, 1978; GUERRUCCI, 1966, 1978; ARNOLD, 1968, 1969, 1971; CAMERON, CARTER y HAYNES, 1973, entre otros).

Como se observa los problemas de interpretación de tal ajuste son complejos y como señalan JONES y col. (1977) hay muchos tipos de fuerzas evolutivas que actúan sobre él, de forma que su importancia relativa varía entre los diferentes loci polimórficos, o incluso sobre los alelos de un mismo locus, cuando se estudian distintas poblaciones.

La región del Pirineo Oriental español ha sido estudiada principalmente por ARNOLD (1968), CAMERON, CARTER y HAYNES (1973) y JONES e IRVING (1975). La variación del polimorfismo en esta región, tanto entre valles como entre las poblaciones de un mismo valle, ha llevado a estos autores, y especialmente a ARNOLD a dar una interpretación climática a tales variaciones.

Las poblaciones del Pirineo muestran características muy particulares (LAMOTTE, 1968b). Algunos caracteres se presentan con frecuencias elevadas, muy superiores a las del resto de las regiones del área de dispersión geográfica de la especie, como sucede con el carácter peristoma blanco (LAMOTTE, 1972) y otros genes que modifican su frecuencia en relación con la altitud (LAMOTTE, 1968a). JONES e IRVING (1975) señalan la marcada diferenciación entre valles, aún cuando se considera una única vía de drenaje entre la vertiente francesa y la española de los Pirineos (como en el caso del Garona), y sugieren que las distintas influencias atlántica y mediterránea respectivamente, pueden ser el origen de las diferencias observadas.

La consideración de todos estos problemas nos ha inclinado por el estudio de C. nemoralis en la región occidental del Pirineo, con objeto de contribuir a un mejor conocimiento del polimorfismo en la región pirenaica, considerando las diferencias existentes entre éste y el sector oriental sobre la hipótesis de ARNOLD (1968) de que la selección climática puede ser un importante agente selectivo que afecta la composición fenotípica de las colonias.

En territorios montañosos la altitud, exposición, tipo de superficie, etc., son factores que afectan profundamente las características climáticas locales, razón por la cual se han tenido en cuenta todos estos factores.

Paralelamente se ha llevado a cabo un estudio citogenético de frecuencia de quiasmas. De esta característica de las colonias depende el nivel de recombinación y por tanto la formación de tipos gaméticos diferentes, con el consiguiente efecto sobre la cantidad de variación genética de la población.

La creación de la variación genética puede ser el resultado indirecto de un proceso selectivo sobre la frecuencia de quiasmas como factores que aseguran la eficacia del proceso meiótico (papel mecánico del quiasma).

Alternativamente, se puede suponer que el sistema de recombinación de una población está ajustado de tal manera que existe un equilibrio entre la eficiencia biológica inmediata y la adaptabilidad a largo plazo. Según esta hipótesis las diferencias de la frecuencia de quiasmas entre poblaciones son posiblemente adaptativas (CARSON, 1955) y quizás reflejan las diferentes circunstancias ecológicas bajo las que viven dichas poblaciones.

En este sentido hay que señalar que PRICE Y BANTOCK (1975) han encontrado en poblaciones marginales de C. nermoralis de Brendon Hills (Inglaterra) una correlación negativa entre la frecuencia de quiasmas y la densidad de las colonias.

Nuestro estudio de la frecuencia de quiasmas ha estado orientado a la determinación de posibles diferencias entre colonias y la relación entre estas diferencias y la densidad de las mismas. La magnitud de este tipo de estudio ha impedido que lo hayamos extendido a todas las colonias, por lo que hemos elegido varias localidades a lo largo de los valles que presumiblemente presentaban diferencias en densidad, guiándonos por el mayor o menor esfuerzo necesario para coleccionar una muestra de las mismas que fuera apta (en cuanto al número de individuos) para llevar a cabo el análisis del polimorfismo de la concha.

1.2.-EL POLIMORFISMO DE LA ESPECIE *Cepaea nemoralis*.

Desde los tiempos de Lineo *C. nemoralis* es considerada como una de las especies más pòlimorfas de la fauna europea.

Dicho polimorfismo se refiere fundamentalmente a caracteres de la concha: color, número de bandas, variaciones en la expresión de las mismas, tamaño de la concha etc.

1.2.1.-Colorde la concha.-

Los individuos de *C. nemoralis* tienen conchas amarillas, rosas ó pardas. Estos tres colores son debidos al del pigmento que impregna las capas calcáreas de la concha confiriéndoles una coloración amarillenta, rosácea o líla, que varia en intensidad.

La concha está recubierta por el periostraco, una fina película de naturaleza protéica de color amarillo que constituye una parte importante en la coloración, pues interfiere con la pigmentación de las capas calcáreas. Acentúa el color amarillo dándole un aspecto brillante, las conchas color rosa adquieren una tonalidad anaranjada y parda si el color subyacente es líla.

Sin embargo, el color amarillo del periostraco contribuye a enmascarar los colores rosa y pardo, cuando su pigmentación es muy ligera, confundiéndolos con individuos amarillos. En ocasiones para averiguar con certeza el color verdadero es necesario levantar el periostraco.

Asimismo, la diferente coloración del animal desde gris oscuro a blanquecino dificulta a veces, la observación del color, por lo que es necesario el protocolo de las conchas cuando éstas estan vacías.

No se puede hablar de amarillo, rosa o pardo, como tres colores fijos, sino que debe ser cada uno considerado como una gama de colores que constituyen una serie continua en función de la intensidad del pigmento

en la concha calcárea.

1.2.2.-Sistema de bandas.-

Sobre este color de fondo de la concha hay normalmente superpuestas cinco bandas longitudinales de color marrón oscuro. No obstante, este es uno de los principales factores de variabilidad fenotípica de la especie, pues puede haber reducciones en el número de bandas, estar fusionadas o su expresión modificada en distinto grado.

Para describir el sistema de bandas, se utiliza una fórmula que consiste en numerar las bandas de 1 a 5. La primera es la mas alta y cercana a la sutura, los números crecen según se desciende sobre la convexidad de la última espiral, siendo la número 5 la más próxima al ombligo (fig. 1.).

La ausencia de una banda, se indica por un cero. De esta forma la condición con cinco bandas se representa como 12345, con una sola banda situada en posición central 00300 y los que carecen de bandas como 00000.

Se pueden distinguir así, 32 combinaciones posibles, aunque no todas se presentan con la misma frecuencia e incluso algunas no se han podido encontrar aún en la Naturaleza. Los tipos más frecuentes son: 00000, 12345, 00300, 00345 y aquellos en que la primera o la segunda están ausentes o se observa solo una pequeña traza de la banda cerca del peristoma.

1.2.3.-Pigmentación de las bandas.-

Normalmente las bandas son de color marrón negruzco, debido a la presencia de melanina impregnando las capas calcáreas de la concha. Sin embargo, este carácter tampoco está exento de modificaciones.

A veces las bandas parecen ausentes en las primeras vueltas de espira, intensificando su color al aproximarse al peristoma. Son bandas

en general más claras con ocasionales depósitos de pigmento, generalmente simultáneos en todas las bandas. Este carácter ha sido denominado como "pale bands" por LANG (1904) y "bandes pâles" por LAMOTTE (1951).

Otra modificación: "punctata" o "interrupta" (LANG, 1912, LAMOTTE, 1951) se trata de bandas muy estrechas y frecuentemente interrumpidas, dando un aspecto punteado a la banda, muy patente en la porción terminal de la última espira.

La variedad "orange bands" (CAIN, KING y SHEPPARD, 1960) encontrada solo en individuos amarillos, confiere un tono anaranjado y transparente a la banda.

Por fin, aquellos individuos en que la banda está presente pero no hay vestigios de pigmento melánico, tomando un aspecto transparente hialoideo sobre el color rosa o amarillo de la concha. Este tipo ha sido descrito como "hyalozonate bands" (hz) (LANG, 1911) o bien individuos albinos.

1.2.4.-Fusiones de bandas.-

La anchura de las bandas también está sujeta a modificaciones, lo cual es más patente en lo que respecta a la tercera banda, que en ocasiones se presenta fuertemente pigmentada y extendida. A veces las otras cuatro bandas pueden sufrir el mismo fenómeno conforme discurren hacia el peristoma, dando la apariencia de una concha con fusión de las cinco bandas. Aún así es apreciable la predominancia de la tercera banda cerca del labio. Esta variedad ha sido descrita como "spread bands" por CAIN y col. (1960).

Dos o más bandas pueden efectivamente, estar fusionadas, dando lugar a variedades que difieren por el número y la posición de las bandas implicadas en la fusión.

En la fórmula, las bandas coalescentes se colocan entre paréntesis (123)(45), (12)345, (123 45) por ejemplo. Y en el caso de que la fusión no se manifieste más que en la proximidad del peristoma se indica con corchetes, si ésto sucede con las cinco bandas se indicará como (12345). En la fig. 1 están representadas algunas de las variedades más frecuentemente encontradas en la Naturaleza.

1.2.5.-Peristoma.-

En la mayoría de los C. nemoralis adultos, el peristoma o labio es marrón oscuro. Este es un carácter a menudo utilizado para discriminar ésta de su especie gemela con labio blanco C. hortensis. Sin embargo, algunos individuos de C. nemoralis tienen el peristoma más pálido y a veces completamente libre de pigmento, lo que ha inducido frecuentemente a error cuando se han estudiado poblaciones mixtas de ambas especies.

1.2.6.-Tamaño de la concha.-

La talla de la concha de los individuos adultos que puede ser definido por el diámetro mayor de la última espira, es variable; oscila generalmente entre 18 y 32 m.m. (GERMAIN, 1930). Su valor medio permanece relativamente constante en cada colonia aunque varía entre colonias.

Se han definido dos razas geográficas, una de pequeño tamaño, C.n.nemoralis (s.s.) y otra gigante C.n.apennina (Porro) que según SACCHI, (1975), parecen tener diferentes aptitudes ecológicas, habitando la última, los medios donde la influencia antrópica es menor.

El espesor de la concha tampoco es constante. Este carácter está muy estrechamente relacionado con el medio, de forma que las colonias que ocupan regiones pobres en calcio suelen tener conchas finas, traslúcidas y quebradizas. En cambio las conchas son espesas y resistentes cuando

los individuos viven en suelos ricos en carbonato cálcico.

1.3.- LA BASE GENETICA DEL POLIMORFISMO.

Han sido numerosos los autores que se han preocupado durante años de este polimorfismo, tratando de averiguar el modo de transmisión de las distintas variedades, por medio del cultivo de caracoles en cajas de poblaciones.

SEIBERT en 1876, observó que padres con bandas producían solo descendencia con bandas. Posteriormente, BROCKMEIER, (1888) obtuvo un individuo con bandas de un padre que carecía de ellas. Sin embargo, LANG fué el primero que comprendió la naturaleza mendeliana de la herencia y estableció cruzamientos direccionales. Trabajando con C.hortensis (1904) llegó a la conclusión de que Cepaea no puede autofecundarse y que el espermatozoide de varios cruzamientos puede ser almacenado por largos periodos sin perder viabilidad, pudiendo por tanto, producir descendencia mezclada de distintos cruces. Observó que el carácter sin bandas es dominante sobre la condición con cinco bandas y sugirió que el color rosa dominaba sobre el amarillo, siendo estos determinados por una única pareja de alelos. Su contribución al conocimiento de la genética de Cepaea ha sido muy valiosa.

A partir de los años 50, el interés despertado por la especie en el campo de la genética ecológica ha hecho necesario, un mejor conocimiento de la herencia de los caracteres del polimorfismo, siendo numerosos los trabajos orientados a este fin.

Los resultados de los experimentos basados en cruzamientos y estudio de generaciones sucesivas, han demostrado la existencia de 10 loci que controlan los caracteres anteriormente descritos.

Los loci y alelos correspondientes están resumidos en el cuadro 1.

1.3.1.- Determinismo genético del color de la concha.-

La dominancia del color rosa de la concha, sobre amarillo, fué ya puesta de manifiesto por LANG (1904). CAIN y SHEPPARD (1957) comprueban que el color pardo está determinado por un alelo en el mismo locus que controla rosa y amarillo, siendo dominante sobre éstos. Este resultado es confirmado posteriormente por CAIN, KING y SHEPPARD en 1960, quienes además detectan un ligero efecto epistático sobre las bandas, además de un estrecho ligamiento con el locus que las controla.

El locus que determina la coloración de la concha o locus C, no cuenta solo con tres alelos, sino que se trata de una serie alélica de acuerdo con la serie de pigmentación descrita (CAIN y CURREY, 1963) C^B = color pardo, C^{DP} = rosa fuerte, C^{PP} = rosa claro, C^{FP} = rosa muy claro, C^{DY} = amarillo fuerte y C^{PY} = amarillo pálido. Cada miembro es dominante sobre el que le sigue, de forma que C^{PY} es recesivo respecto a todos los alelos que le preceden en la serie alélica.

1.3.2.-Determinismo genético del sistema de bandas.-

Hay varios loci implicados en la determinación del sistema de bandas.

El locus B es dialélico B^O que determina la ausencia de bandas es dominante sobre su alelo B^B que permite la expresión de las mismas (LANG, 1904; LAMOTTE, 1951, 1954; CAIN y SHEPPARD, 1957) y manifiesta epistasia sobre todos los sistemas de bandas.

Los loci U y T determinan las modificaciones mayores en cuanto a número de bandas.

U^3 suprime la expresión de las bandas 124 y 5 dando origen al fenotipo 00300 y T^{345} es el responsable de las conchas 00345 provocando la ausencia de las dos bandas superiores. Ambos son completamente dominantes y epistáticos, sobre el gen B^B , lo que ya fué sugerido por LANG (1912) y confirmado en 1951 por LAMOTTE. A su vez el que U^3 es epistático sobre T^{345} .

LAMOTTE (1954), CAIN y SHEPPARD (1957) y CAIN y col. (1960), no han encontrado evidencia de ligamiento entre estos modificadores y los loci C y B, ni con ningún otro locus. Por otra parte observaron que las conchas (poco frecuentes) sin bandas pero con una línea de material opaco blanquecino bordeando la tercera banda, son genéticamente 00300 y éste fenotipo es debido a una supresión multifactorial del pigmento de la banda.

Se distinguen además fenotipos 00:45, donde la banda tres está extremadamente reducida y que de acuerdo con los resultados experimentales de COOK (1967) parecen ser dominantes sobre 00345.

LANG (1906) presenta datos no conclusivos sobre la herencia de los patrones de bandas 10345 y 12045 que sugieren que dichos caracteres no están determinados por un simple gen mendeliano. En 1960 CAIN y col. demuestran que la reducción hasta casi la ausencia de las bandas 1 y 2 está sujeta a control multifactorial.

1.3.3.- Determinismo genético de la pigmentación de las bandas.-

La forma "punctata" o forma con bandas fuertemente punteadas no es un carácter independiente del denominado por LANG y LAMOTTE como "bandas pálidas" sino que representa solo uno de los aspectos de la expresión de este gen. Está controlado por un locus dialélico o locus I de forma que I^I es dominante sobre la pigmentación normal I^- , como así lo prueban los cruzamientos efectuados por LANG (1912) y LAMOTTE (1951). Este último no encontró ligamiento con el locus de color, sin embargo, COOK (1967) examinando los datos no publicados de STELFOX observó fuerte asociación entre este tipo de bandas y el color rosa de la concha, con una tasa de recombinación inferior al 3%.

Las bandas hialoideas (hz) o albinas son según LANG (1911) y CAIN y col. (1960) recesivas respecto a bandas normalmente pigmentadas.

MURRAY (1963) observó que el gen P^T en homocigosis palidece el color de la concha, además de eliminar el pigmento de labio y bandas.

CAIN y CURREY (1963), COOK (1967) y CAIN y SHEPPARD (1968), confirmaron que pertenece claramente al mismo grupo de ligamiento de color y bandas.

En un principio se creyó que la variedad "Lurida" de Monquintandon identificable por una parcial y a veces irregular, deposición de pigmentos en la banda era complementaria con el albinismo, comprobándose finalmente (MURRAY, 1963; COOK, 1967; CAIN y col. (1960) que era controlada por un gen en el mismo locus que "albinos" y dominante sobre él.

De esta forma el locus P queda compuesto por tres alelos: P^N = labio y bandas normalmente pigmentadas, P^D = pigmento más diluido y P^T = bandas transparentes (albinas), guardando entre sí la siguiente relación de dominancia $P^N > P^D > P^T$.

Por último, las bandas "orange" descritas por CAIN, KING y SHEPPARD (1960), no se trata simplemente de una modificación fenotípica de las bandas, puesto que segrega de parentales "orange". Está determinado por el alelo O^0 en el locus O, recesivo respecto a bandas normalmente pigmentadas O^- .

Todos los individuos "orange" encontrados hasta la fecha son amarillo pálido, nunca rosas, lo que sugiere que existe un estrecho ligamiento con el locus C de forma que elimina el color rosa o amarillo de la concha produciendo un color amarillo muy pálido, o bien que el gen pudiera no ejercer ningún efecto en presencia del alelo rosa.

En 1968, CAIN y SHEPPARD, confirmaron la complementariedad respecto a P^T .

1.3.4.-Determinismo genético de las fusiones de bandas.-

Las "spread bands" definidas así por CAIN y col. (1960) son dominantes sobre las bandas normales y el locus S presenta ligamiento con el locus de color, pues el carácter solo se expresa completamente en presencia del gen C^Y .

Otras modificaciones en cuanto a anchura de las bandas y fusiones de las mismas presentan un control poligénico, según los mismos autores.

La expresión de la coalescencia puede empezar a casi, cualquier tiempo en el desarrollo de la concha siendo a veces visible como un mero trazo junto al peristoma. CAIN y SHEPPARD, convinieron en 1950, que las fusiones solo serían registradas como tales, a menos que afecten a un cuarto de la longitud de la circunferencia de la última espiral de la concha.

1.3.5.-Determinismo genético del color del peristoma.-

El locus L determinante del color del peristoma, sin afectar la coloración de las bandas, cuenta con dos alelos: L^P responsable del peristoma coloreado y L^{UD} que elimina dicho pigmento del labio. L^P es dominante sobre L^{UD} .

Este locus está estrechamente ligado a C y B. Sobre el gen L^P actúan a su vez los alelos del locus P y O que modifican el color de bandas y peristoma.

1.3.6.-Determinismo genético del tamaño de la concha.-

COOK y PEAKE (1960) estudiando individuos cruzados por Stelfox en 1945, observaron que la descendencia de individuos de talla grande mantenía el tamaño grande de sus padres aunque se hubieran desarrollado en distinto ambiente.

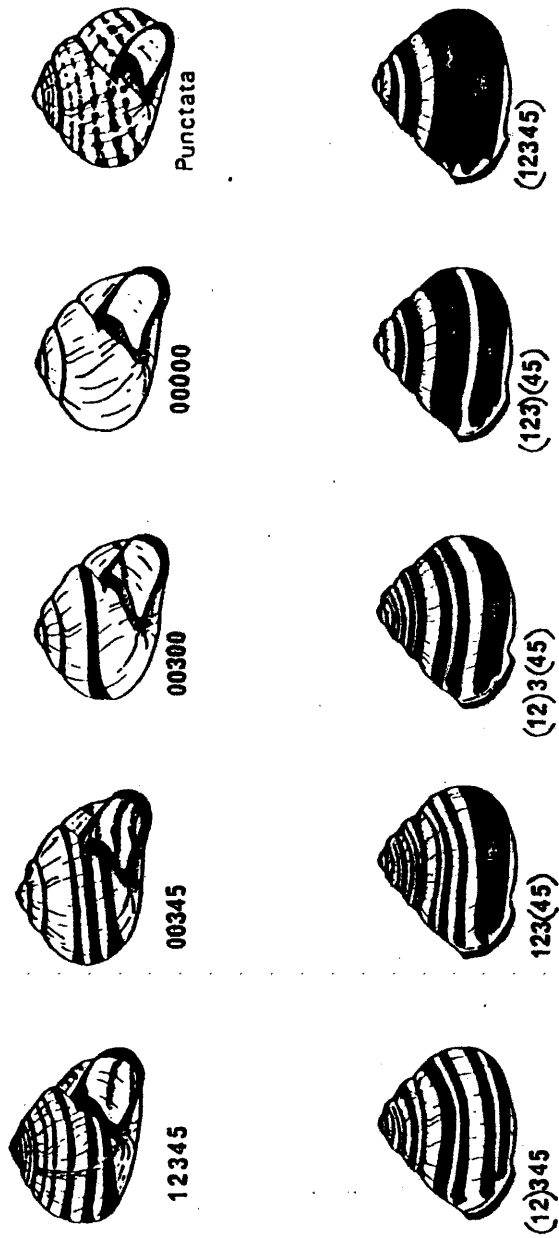
Existe pues, un fuerte componente hereditario en la determinación del tamaño de la concha, siendo la heredabilidad aproximadamente de un 60%.

La mayoría de los caracteres que afectan el patrón de la concha están ligados (CAIN, KING y SHEPPARD, 1960; CAIN y CURREY, 1963). Parece que no hay duda de que los loci C, B, S, I, P y L pertenecen juntos al mismo grupo de ligamiento y que U^3 y T^{345} son independientes. El locus O probablemente pertenezca a los primeros y R a los segundos. Es decir 7 de los 10 loci están en el mismo cromosoma. Esto ha llevado a CAIN y SHEPPARD (1954) y CAIN y col. (1960) entre otros a sugerir que una selección epistática intensa ha favorecido, primero mecanismos de transferencia de genes al mismo cromosoma y después a incrementar el estrecho ligamiento.

De hecho aunque la tasa de sobrecruzamiento entre los loci C y B varía de unas familias a otras (FORD, 1971), su valor es muy bajo, del orden de un 0.003 como recientemente han observado COURSOL y LAMOTTE (1973) De tal forma que FORD señala que dichos alelos constituyen un supergen.

En el cuadro 1, se resumen los datos sobre el sistema genético de C. nemoralis.

Figura 1: El polimorfismo del sistema de bandas en Cepea nemoralis.



SISTEMA GENETICO DE *Cepaea nemoralis*

Locus	Sistema afectado	Aleles	Efecto	Dominancia	Ligamento
LIGADOS	C	C ^B C ^{DP} C ^{PA} C ^{FP} C ^{UY} C ^M	pardo rosa fuerte rosa claro rosa muy claro esmeralda fuerte esmeralda palido	incompleta C ^B > C ^{DP} > C ^{PA} > C ^{FP} > C ^{UY} > C ^M	SUPERGEN
	B	B ⁰ B ^g	sin bandas bandas	B ⁰ > B ^g	
	S	S ³ S ⁻	"Spread" sin modificación	S ³ > S ⁻	S ³ probablemente ligado a C C U ³
	I	I ¹ I ⁻	"punctata" sin modificación	I ¹ > I ⁻	I ¹ ligado a C
	P	P ^N P ⁰ P ^T	labio y bandas normalmente pigmentadas (del.) deposición parcial de pigmento (hz.) bandas transparentes	P ^N > P ⁰ > P ^T	ligado a C, 10% de CO.
	L	L ^{UP} L ^P	sin pigmento pigmentado	L ^P > L ^{UP}	
	O	O ⁰ O ⁻	bandas y labio "orange" sin modificación	O ⁰ > O ⁻	probablemente ligado a C
	U	U ³ U ⁻	bandas 1,2,4,5 suprimidas sin modificación	U ³ > U ⁻ completa	
	T	T ³⁴⁵ T ⁻	bandas 1,2 suprimidas sin modificación	T ³⁴⁵ > T ⁻ completo	
	R	R ⁰ R ⁻	bandas oscureciéndose gradualmente sin modificación	R ⁰ > R ⁻	
NO LIGADOS					

B⁰ epistático sobre todas las modificaciones de bandas
U³ epistático sobre T³⁴⁵

II.- MATERIAL Y METODOS

2.1.-BIOLOGIA DE LA ESPECIE.

En la región pirenaica, el periodo de actividad de C. nemoralis se extiende normalmente desde Abril hasta Octubre, con un periodo de estivación en que su actividad se reduce considerablemente debido a la sequía y temperaturas elevadas, llegando incluso a permanecer inactivos y enterrados si las condiciones desfavorables son prolongadas.

Desde el principio del otoño sus movimientos disminuyen y poco a poco, comenzando por las zonas mas elevadas, se entierran a pocos milímetros del suelo o bajo una capa de musgos y hojarasca, en las partes más bajas. Al enterrarse lo hacen con la abertura dirigida hacia arriba, la cual queda protegida por la formación de un epifragma calcáreo que le previene contra la rápida desecación. En este periodo y si las condiciones son favorables, realizan algún movimiento en busca de alimento, pero si son adversas se recogen mas profundamente en la concha segregando varios epifragmas consecutivos.

El máximo de actividad se registra al principio de la primavera debido a la necesidad de alimentarse y rehidratarse. Los adultos y preadultos (individuos que no tienen completamente endurecido el peristoma) comienzan el apareamiento. La fecundación es cruzada y un individuo puede realizar varias puestas aunque solo se haya apareado una vez. El esperma es almacenado en la espermateca pudiendo así dar descendencia cruzada de dos o mas fecundaciones sucesivas.

La actividad meiótica, solo comienza alrededor de dos meses después de haber reemprendido los individuos su actividad vital (entre los meses de Junio y Julio). Así en las primeras cópulas se utiliza el esperma almacenado del año anterior.

El número de huevos por puesta es variable, con un promedio de

40 a 50. WOLDA (1963) mostró que existe una correlación positiva entre el tamaño del individuo y el número de puestas y el de huevos en la misma.

La eclosión tiene lugar unos 15 ó 20 días después de la puesta y los individuos tardan dos años en llegar a adultos. Sin embargo, el tiempo de desarrollo de los jóvenes es menor cuando provienen de individuos de talla grande (WOLDA, 1969).

El tamaño relativamente importante de las puestas queda justificado por varios factores selectivos que intervienen desde el primer momento, como son: factores climáticos (sequía fuerte y prolongada o inundaciones, que pueden dar al traste con puestas completas), otros gasterópodos depredadores y roedores que pueden devorarlos (GUERRUCCI, 1978).

Los individuos jóvenes presentan mayor actividad y entran en hibernación mas tarde que los adultos, formando parte de la dieta de carábidos, anfibios, roedores, insectívoros y algunas aves.

Se conocen también depredadores de los individuos adultos y entre éstos los más importantes son los tóridos, que ejercen una selección visual, señalada por varios autores. Estos transportan a los caracoles hasta un soporte duro, generalmente una piedra, rompiendo la concha con el pico en golpes sucesivos, de forma que los residuos quedan almacenados a su alrededor (yunques de tordo). En el área estudiada, este tipo de depredación selectiva no parece ser muy importante, pues solo en ciertas ocasiones se ha descubierto la existencia de tales residuos. Por otra parte, Turdus ericetorum, principal depredador de Gépaea es visitante invernal en el área, cuando los individuos están enterrados y por tanto en caso de constituir parte de su dieta (lo que sucede ante la escasez de otro tipo de alimentación), la depredación no es visualmente selectiva.

El ritmo de actividad de Gépaea está en gran medida controlado

por el grado higrométrico del aire. Estas exigencias no son constantes en el tiempo, de forma que una atmósfera continuamente húmeda, así como un aire constantemente seco son igualmente desfavorables. La alternancia de períodos secos y húmedos es necesaria para un desarrollo normal (LAMOTTE, 1951).

Durante el verano, su actividad es preferentemente nocturna y ésta se detiene a la salida del sol, quedando inmóvilizados durante el día y segregando un ligero epifragma que les une a las hojas o ramas en que fueron sorprendidos.

Su alimentación está constituida esencialmente de plantas senescentes o en descomposición y restos animales, mientras que los vegetales verdes constituyen una parte menos importante en su dieta (GRIME y col. 1968, 1970; WOLDA, ZWEEP y SCHVITEMA, 1971).

Entre las plantas ingeridas, muestran preferencia por las gramíneas (GRIME y col. 1968, 1970; WOLDA y col. 1971; WILLIAMSON y CAMERON, 1976). Por tanto, dada su abundancia en todos los biotopos, se concibe que la necesidad de alimento no constituye el factor limitante principal de la localización de las poblaciones de C. nemoralis. En los lugares en que están presentes plantas como Urtica dioica ó Cirsium monspessulanum, éstas resultan preferidas sobre cualquier otras. Aún así la alimentación varía con la abundancia relativa de las plantas disponibles en el medio durante el transcurso de la estación.

2.2.-REPARTICION GEOGRAFICA.

La especie C. nemoralis está adaptada a climas muy variados, ya que se la encuentra en toda Europa occidental y central, siendo una especie eminentemente centroeuropea, que ha sido introducida recientemente en Norteamérica. En Europa C. nemoralis se encuentra en Gran Bretaña,

Irlanda, Alemania, Dinamarca, Norte de Italia, Suiza, Francia, Bélgica y Holanda, y en menor extensión en España, donde se distribuye desde Galicia región Cantábrica, Pirineos y región prepirineica, penetra hacia el interior donde forma poblaciones aisladas generalmente de menor efectivo, en las riberas de los ríos. Las localidades más meridionales donde se han encontrado son las sierras del Segura y Cazorla (ORTIZ, comunicación personal), Sierra de Gor (HIDALGO, 1875). Según SCHILDER y SCHILDER (1957) C. nemoralis se extiende en la Península Ibérica hasta el Algarve y Gibraltar; estos últimos datos requieren confirmación dado que la especie puede haber sido confundida con Pseudotachea conquandi.

Los valles del Pirineo occidental por nosotros estudiados son de Este a Oeste, los de los ríos Caldarés, Aragón (valle de Canfrán) Esera y Salazar. Su distinta ordenación latitudinal provoca entre los mismos grandes diferencias topográficas, geológicas y climáticas.

Las Sierras interiores, alineación montañosa formada por areniscas cretácicas y calizas eocenas, que se extienden en sentido Este-Oeste, presentan relieves muy importantes y abruptos especialmente en la zona Este. La red fluvial al atravesar esta unidad forma gargantas, introduciendo así cambios topográficos importantes en los valles, lo que es particularmente notable en Aragón y Esera.

Estas Sierras, como se verá más adelante, no solo tienen influencia sobre la topografía sino también en la composición litológica y climatológica de los valles y por tanto sobre el tipo de vegetación.

Un elemento importante en la repartición de los individuos, es la naturaleza del subsuelo, ya que para la formación de la concha, de naturaleza calcárea, necesita de la presencia de carbonato cálcico y el espesor de la misma está en relación con la cantidad de este componente en el suelo.

La presencia y abundancia relativa de moluscos terrestres en un lugar dado, depende en gran parte de la naturaleza del subsuelo (CAMERON, 1973).

La distribución de C. nemoralis no depende solamente de la naturaleza del substrato, sino también de las condiciones climáticas y microclimáticas que ofrece la región. En un medio con vientos fuertes se refugian en lugares abrigados (taludes o bosquetes). El boj, arbusto dominante en los valles estudiados es un excelente refugio que le ofrece la protección aunque no alimento, y rechaza de manera habitual los bosques de coníferas, probablemente debido a la fuerte acidificación del suelo.

En una zona con fuerte insolación, se protegen en las olmedas de las riberas ó bosques donde la humedad freática es alta, siendo éstas las zonas donde se le encuentra formando poblaciones más numerosas.

Diversos autores, CARTER (1968); CAIN, CAMERON y PARKIN (1969), CAMERON (1969), BANTOCK y PRICE (1975), han observado que C. nemoralis prefiere los microclimas más calidos y secos. Además ocupa generalmente formaciones vegetales menos espesas (CAIN y CURREY, 1963; CARTER, 1968). Tales diferencias en preferencias climáticas han sido también puestas de manifiesto por CAMERON (1970a,b) quien señala que C. nemoralis resiste mejor a la desecación.

En los cuatro valles estudiados, solo hemos encontrado C. nemoralis probablemente debido a que sus características son más favorables para el desarrollo de esta especie. No obstante en el Pirineo oriental, tanto ARNOLD (1968), como CAMERON, CARTER y HOYNES (1973) han señalado la existencia de poblaciones mixtas de ambas especies ó bien (JONES e IRVING) C. hortensis ocupando los lugares a mayor altitud.

El hombre interviene en la distribución de la especie, bien de manera indirecta modificando la vegetación, climax de la localidad por el

pastoreo y la agricultura, ó de manera directa actuando como depredador.

Los Cepaea, viven generalmente en colonias más o menos densas cuya configuración es variable, dependiendo del tipo de medio en que se encuentran. Dadas las características de la región estudiada son poco frecuentes las colonias de distribución lineal (setos de separación de fincas, bordes de camino) y en todo caso hemos tratado de eludirlos por ser más probable la alteración de las mismas por la acción del hombre.

Las colonias que ocupan un área más o menos extensa son las más comunes por habitar entre el boj. Sin embargo, aún dentro de un área grande de vegetación uniforme, se observan anomalías en la distribución de los individuos, que tienden a concentrarse preferentemente en los rellanos resguardados, evitando laderas con pendiente pronunciada.

Así el efectivo de una colonia depende a la vez, del espacio ocupado y de su densidad, relacionada con factores que dependen de la abundancia de alimento, posibilidad de refugio y naturaleza del suelo, no solo en cuanto a su composición sino también en cuanto a su compacidad por las necesidades de enterrarse para hibernación o estivación y estas características varían mucho de una a otra colonia, que pueden pasar de contener solo algunos individuos a varios miles.

2.3.- CARACTERISTICAS DEL AREA ESTUDIADA.

2.3.1.- Geología y relieve.-

Las figuras 2, 3, y 4, presentan los mapas topográficos de los distintos valles. La composición litológica por localidades dentro de cada valle figura en los cuadros 2, 3, 4 y 5.

Valle del Caldarás.

Es un valle de pequeñas dimensiones, en el extremo oriental de

la región estudiada, perteneciente a la zona axial del Pirineo y situado en la región delimitada por las sierras de Telera y Tendeñera, dos de las más importantes de la cadena de sierras interiores.

La complejidad del relieve se debe fundamentalmente a dos factores; por una parte, la caótica disposición de los materiales que han sufrido toda clase de deformaciones y por otra, la importante erosión glacial de los macizos mas elevados constituidos por granitos o por calizas.

En la mitad sur del valle, la disposición de materiales se presenta aún mas caótica, predominando en la margen derecha las pizarras arcillosas alternando con areniscas, con intercalaciones de calizas. En la margen izquierda, estos mismos materiales están más mezclados hasta la sierra de Tendeñera constituida por calizas marinas masivas.

En la mitad norte, la composición es enteramente granítica, con macizos muy importantes que rodean el Balneario (antiguo circo glaciar), lo que traduce a nivel paisajístico en un relieve mas abrupto que el anterior.

Valle del Aragón (Canfranc).

La porción del río fundamentalmente estudiada, es la que constituye el valle de Canfranc, donde el río Aragón es su principal línea de drenaje.

Al igual que sucede en Esca, las sierras interiores cruzan el valle por encima de Villanua, dividiéndolo en dos grandes territorios geológica y topográficamente distintos.

Al sur de las mismas el río discurre entre sedimentos continentales (aluviones y glaciares calcáreos, graveras y depósitos detríticos de morrenas glaciares) en plena cubeta del Flysch, presentando un paisaje donde predominan los relieves ondulados.

A partir de Villanua, dominan los sedimentos marinos, de las

sierras interiores, cada vez mas diagenizados y coherentes, las calizas puras dan paso a una alternancia de estas con areniscas y margas para después intercalarse con grauvacas alternando con pizarras.

Las divisorias de aguas en sentido Este-Oeste entre las barras calizas, dan origen a relieves muy importantes como los de Peña Collarada, Anayet y la Raca.

El rio Canal Roya, afluente del Aragón por la izquierda, discurre entre las dos últimas formando una garganta muy pronunciada en terrenos donde las grauvacas predominan. También se producen gargantas cuando el Aragón cruza estas barreras calizas, si bien menos marcadas.

En la parte norte el rio se desvia entre las sierras de Aspe por la derecha y La Raca por la izquierda, su composición geológica es bien distinta de la de Canal Roya, predominando las permotrias de arcillas rojas, aunque en algún caso aparecen enclaves calcáreos y conglomerados procedentes de cabalgamientos en el seno de las arcillas, como sucede en la zona de Aspe.

En general se puede decir que desde Villanua el rio discurre en pleno dominio de las sierras interiores de gran importancia en este valle, por lo cual los relieves son muy pronunciados, dando lugar a un paisaje abrupto.

Valle del Escal.

El rio discurre de norte a sur y constituye la principal vía de drenaje del valle, en el cual pueden considerarse dos grandes territorios geológicamente distintos, separados por las sierras interiores calizas (Sierra de Arrigorrieta).

Al norte de las mismas el relieve presenta un modelado glaciar predominante constituido por la cubeta rellena de Belagua, por donde dis-

corre el Esea, y el Valle de Belabarce también de origen glaciar aunque de proporciones mas reducidas. El extremo norte oriental del territorio se halla constituido por materiales calizas carstificados, formando la región denominada Larra, bordeando este complejo ^C cárstico. se dispone una franja de margas calizas de transición hacia el resto de la zona, está modulado en su mayor parte sobre margas pizarrosas que se acidifican con facilidad y da lugar a relieves relativamente suaves.

Al sur de las sierras interiores, se extiende un paisaje modelado sobre el flysch, con divisorias de aguas dispuestas en sentido Este-Oeste, dos de las cuales debido a la presencia de intercalamientos calizos dan lugar a relieves más pronunciados, los de las sierras de San Miguel y de Illón.

El Esea al cruzar las mencionadas barras, origina gargantas como la de la Virgen de la Peña al sur de Burgui cuando el Esea atraviesa la sierra de Illón y otra al sur de Roncal al cruzar la sierra de San Miguel. Por último cabe destacar que el Esea en los alrededores de Burgui da lugar a terrazas de extensión apreciable.

Valle de Salazar.

Desde el oeste de la Sierra de Arrigorrieta, las sierras interiores presentan muy escasa importancia, su altura disminuye progresivamente hasta quedar sepultadas bajo las márgas.

El paisaje de este valle modelado sobre el flysch presenta en general, relieves muy suaves y grandes terrazas en toda la región al sur de Sarriés. Por encima de este último, el Salazar al cruzar la sierra de Ustarroz forma un valle mas cerrado con predominio de las calizas .

Cabe destacar la profunda garganta (Foz de Arbayún) formada cuando el río atraviesa la sierra caliza de Illón, al sur de la región estudiada. El relieve aquí es más pronunciado que en el resto del valle y

muy superior a la del vecino pueblo de Navascués.

Por último, el valle lateral que comunica Salazar (por Bigüezal) hasta Salvatierra en el de Esca, es un valle abierto entre las sierras calizas de Illón por el norte y Leyre con predominio de materiales calizos en la parte mas próxima a Esca, que se continua con un flysch calcáreo hacia Salazar.

2.3.2.-Clima.-

Son numerosas las dificultades halladas para la obtención de datos climáticos de series completas. Algunas de las estaciones elegidas han dejado de funcionar, otras son de instalación reciente y de otras por fin faltan los datos correspondientes a algunos meses del año. En algunas como es el caso de Villanua, Isaba y . Puella de Jaca, solo existen los concernientes a pluviosidad, y grandes extensiones en el extremo nororiental Navarro carece por completo de estación alguna.

Por otra parte, puesto que se habia de elegir una serie relativamente corta de cinco años con el fin de homogeneizar los datos para todas las estaciones, aún en detrimento de fiabilidad absoluta, al menos en cuanto a precipitación se refiere, se ha elegido la serie de 1973 a 1977, dado que el muestreo se realizó durante los tres últimos años de este quinquenio y los ejemplares recogidos en 1975 como individuos adultos nacieron en 1973, afectados por tanto, por las condiciones climáticas de estos dos años. Ciertamente es que esta es una teoría un tanto simplista, pues en el caso de ser el clima un factor importante que afecta a la composición fenotípica de las colonias de C. nemoralis, su efecto es a largo plazo. Sin embargo esta es la única opción que se nos presentaba en la toma de datos.

Estos han sido proporcionados en gran parte por el Dr. Puigdefábricas del Centro Pirenaico de Biología Experimental de Jaca y completados

en el Centro de datos del Servicio Meteorológico Nacional.

Los resultados de la recopilación y elaboración de los mismos se exponen en los cuadros 6, 7 y 8.

Precipitaciones.

La pluviosidad anual algo relacionada con la altitud aumenta en sentido Este-Oeste, lo que se aprecia comparando estaciones a igual altitud en los diferentes valles considerados. No obstante existen anomalías por orografía, las lluvias invernales penetran poco y descargan intensamente en laderas occidentales de los montes importantes, mientras que las laderas situadas a sotavento registran "sombra de lluvia".

La columna 7 del cuadro 6, proporciona un buen criterio para expresar la oceanidad en el Pirineo Occidental (MONTSERRAT, 1971b). Valores altos de la misma indican que el mayor porcentaje de la lluvia se recoge en los meses de Diciembre y Enero, mientras que Mayo y Junio registran un porcentaje inferior que se refleja en valores bajos de la columna 8.

Según esto, tal influencia oceánica parece registrarse en las partes más altas de Canfranc por encima de los Arañones. Yesa presenta un valor elevado en 7, debido a su posición en la parte más baja del valle abierto a la Canal de Berdún por donde penetran los efluvios atlánticos.

Hasta Isaba, la continentalidad es acusada pero a partir de aquí se registran valores elevados que indican oceanidad. Los escasos datos que figuran para esta región son aproximativos y basados en la información recogida en el trabajo de Puigdefábregas y Balcells (1970) mejores conocedores sin duda del territorio.

Temperaturas. (cuadro 7).

Al igual que la pluviosidad las temperaturas medias anuales disminuyen conforme aumenta la altitud y también se aprecia un aumento

de las mismas en sentido Este-Oeste, así los valles mas occidentales son mas cálidos que los orientales lo cual se aprecia tanto en las medias mensuales (columna 2) como en las de máximas (columna 3), en general más elevadas y mínimas (columna 4) menos extremas. Este hecho es apreciable comparando sobre todo los datos de Esca y Aragón, para las cuales el mínimo de estaciones meteorológicas es mayor .

En el cuadro 7 se reflejan también estos mismos valores medios para los meses de Diciembre y Enero de un lado y Julio y Agosto de otro, entre los cuales se observa la misma tendencia antes señalada.

La estación de Salvatierra merece especial atención registrando mayor pluviosidad y temperaturas en general mas bajas que las estaciones más próximas, lo que es debido probablemente a estar situada en la garganta donde la insolación es menor y por tanto las temperaturas más frescas, de forma que la humedad atmosférica es más elevada.

Oscilaciones térmicas.

En base al cuadro de temperaturas medias, se ha procedido al estudio de las oscilaciones térmicas registradas en cada localidad, pues son un mayor reflejo de las influencias oceánicas y continentales.

Se han elaborado cuatro índices basados en oscilación estival (a); diferencias entre las temperaturas máximas de los meses más cálidos respecto al mínimo de Enero (b); entre los valores extremos de temperaturas medias mensuales (c) y por último la oscilación absoluta registrada en el periodo de años estudiado. (ver cuadro 8).

El exámen de la columna a) indica que las oscilaciones estivales son en general poco acusadas, bastante homogeneidad entre las estaciones del Esca y variaciones algo más marcadas en Aragón destacando las si-

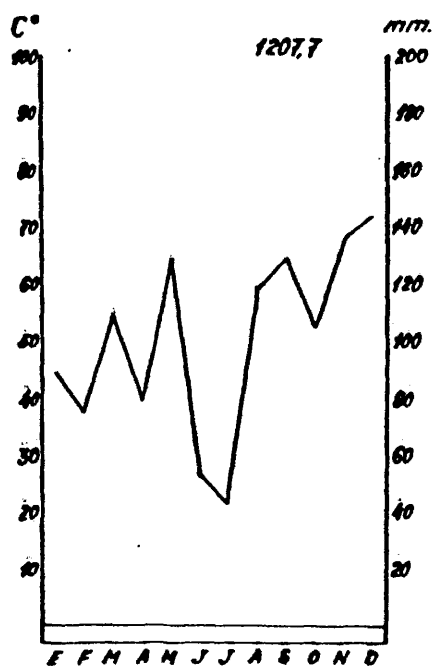
tuadas por encima de los Arañones por los valores bajos de este índice. Fuerte oscilación en Castiello que se manifiesta también en el índice b) esta localidad presenta además, el valor más bajo de la media de las mínimas invernales (cuadro 7¹, columna 7) lo que da idea sobre continentalidad e inversión térmica. Este fenómeno es general en las depresiones de los valles y consiste en la captación de aire frío por extensas superficies que por la noche y en condiciones atmosféricas estables, dan lugar a corrientes de densidad, acumulándose grandes masas de aire frío en el valle (PUIGDEFABREGAS, 1970). La influencia de tales situaciones es mayor en primavera que durante el resto del año.

Los valores más bajos para todos los índices incluido el d los presenta la estación de Rioseta dando idea sobre su carácter oceánico.

Los diagramas ombrotérmicos según GAUSSEN que se presentan a continuación reflejan mejor las características climáticas de las distintas localidades donde están situadas las estaciones.

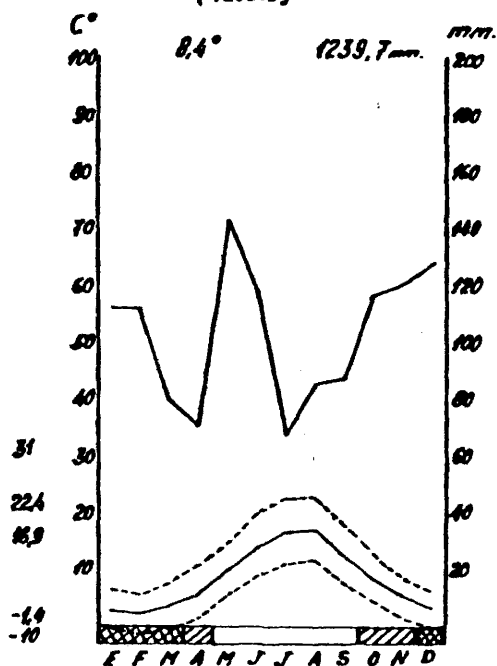
Fig. 5 : Diagramas ombrotérmicos, años 1973-77 para las estaciones de los distintos valles. Junto a las ordenadas de la izquierda figuran las cifras más importantes de las temperaturas. Líneas de puntos indican las medias mensuales de máximas y mínimas. La banda inferior indica helada segura o probable; siguiendo a Allue Andrade (1966).

EL PUELO DE JACA

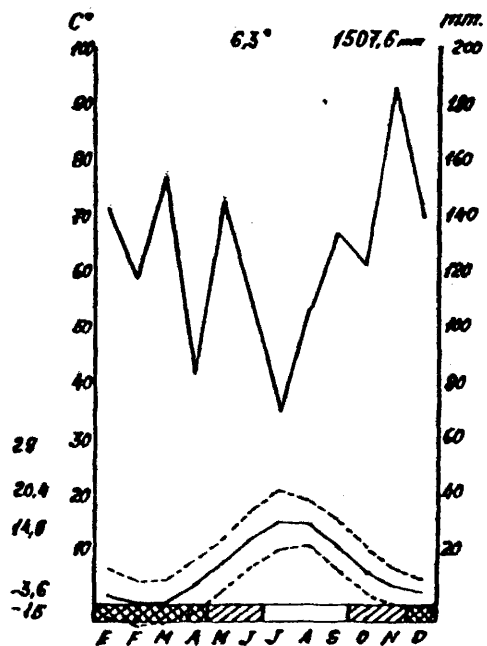


ESCARILLA (1200 m)

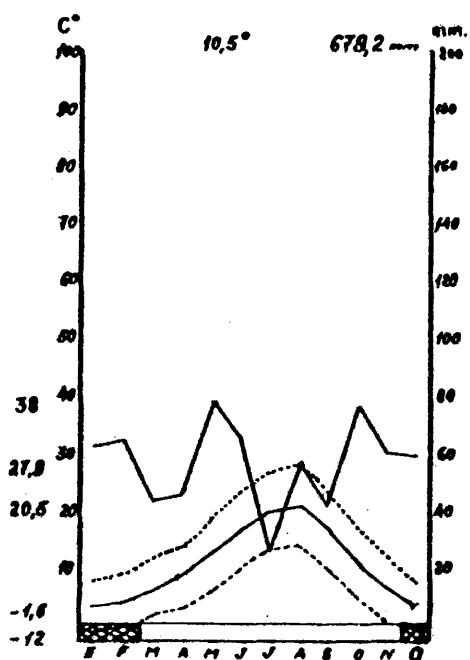
35



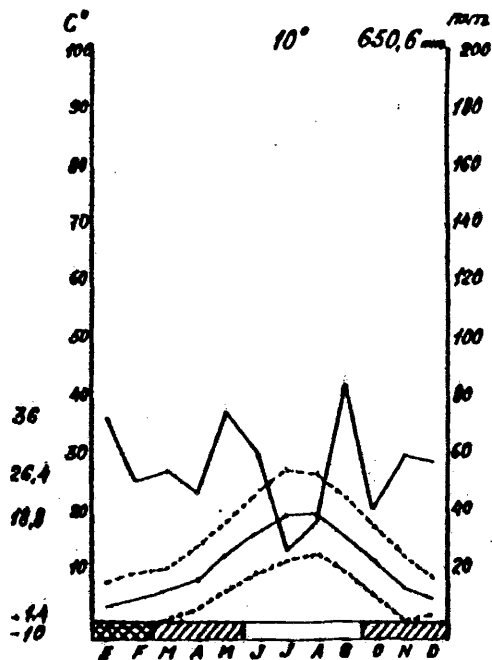
PANTICOSA (1184 m)



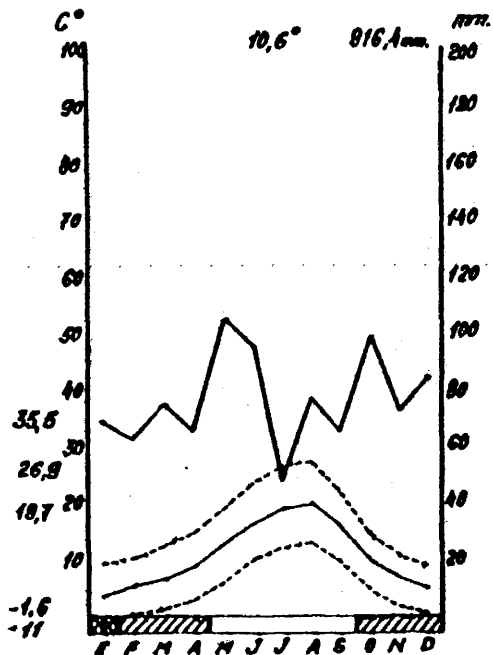
BINALUA
(762)



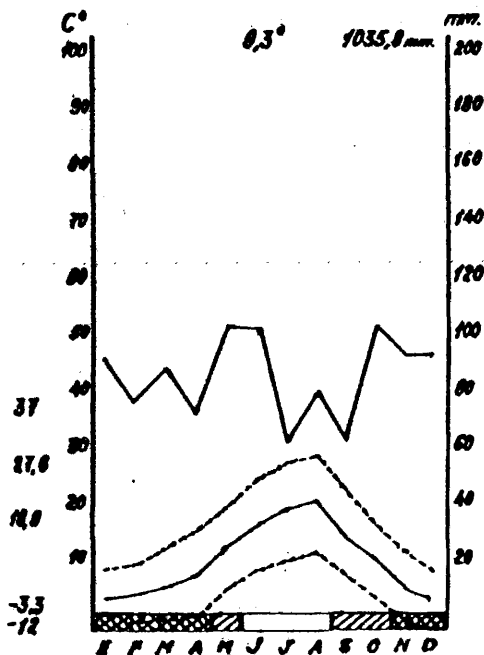
MARTILLUE
(860 m)



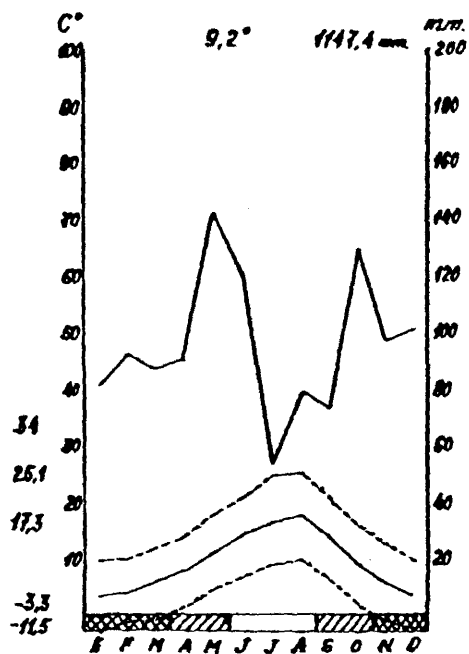
JACA
(818 m)



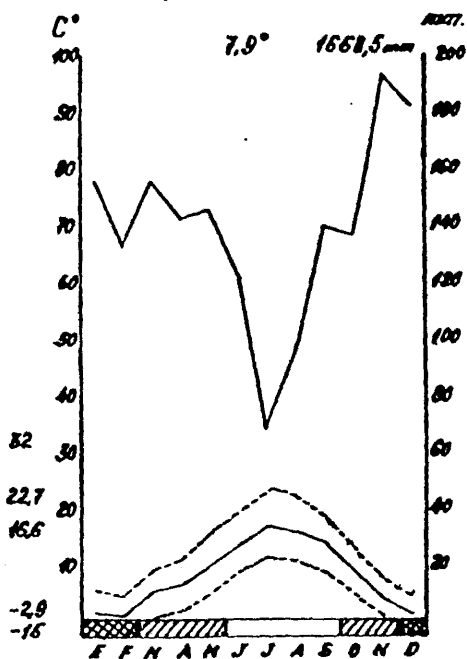
CASTIELLO
(821 m.)



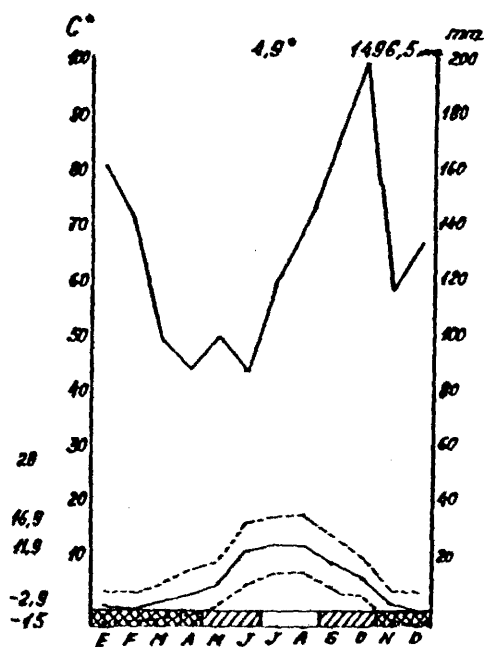
MUÑO DE ARAJONES



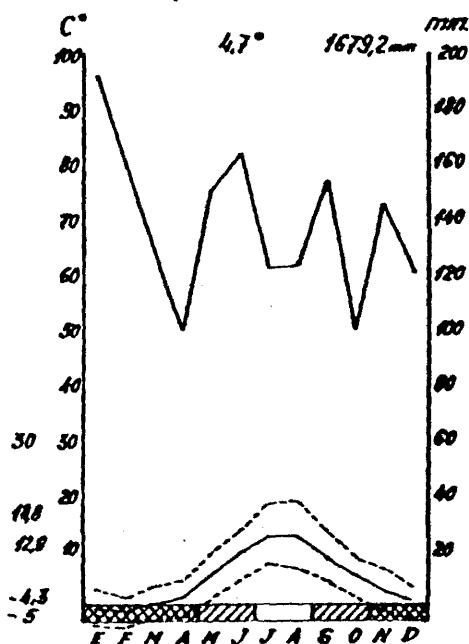
LOS ARAÑONES
(1260m.)

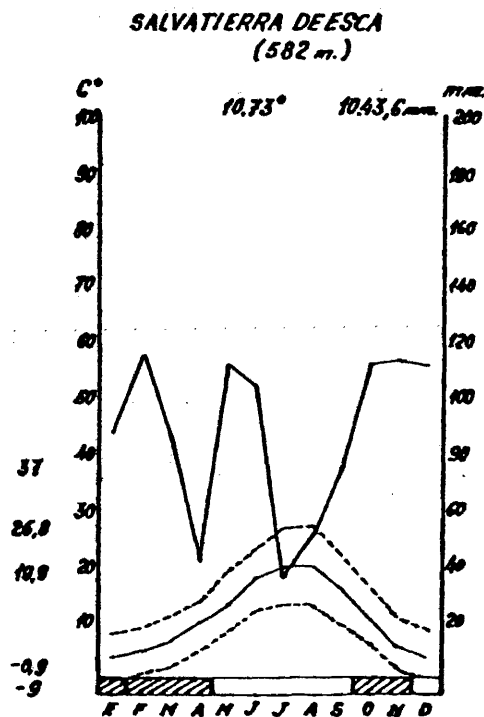
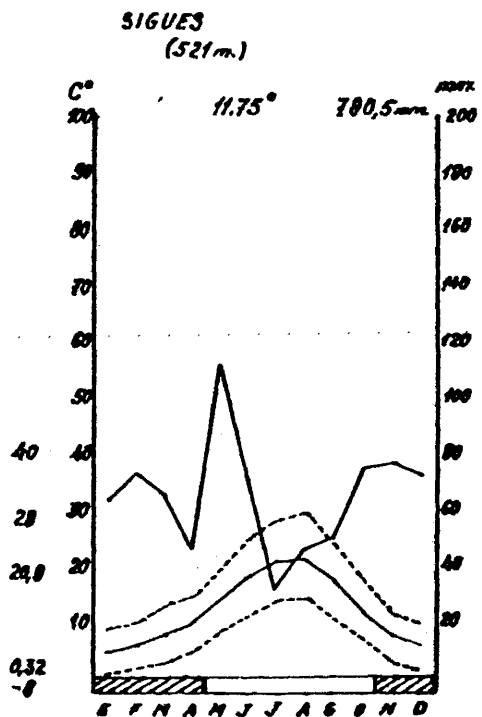
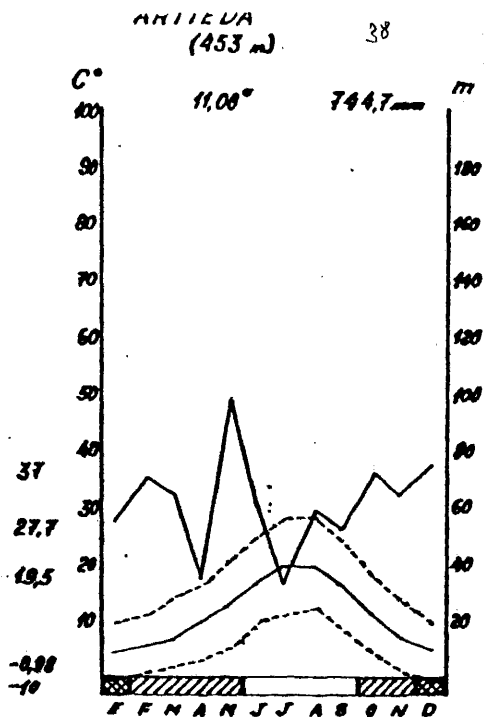
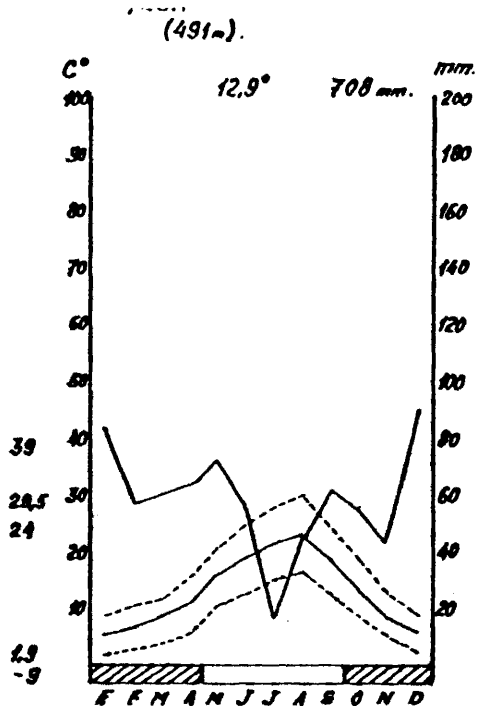


RIOSETA



CANDANCHU
(1600)





PANTANO DE LA PEÑA
(589 m.)

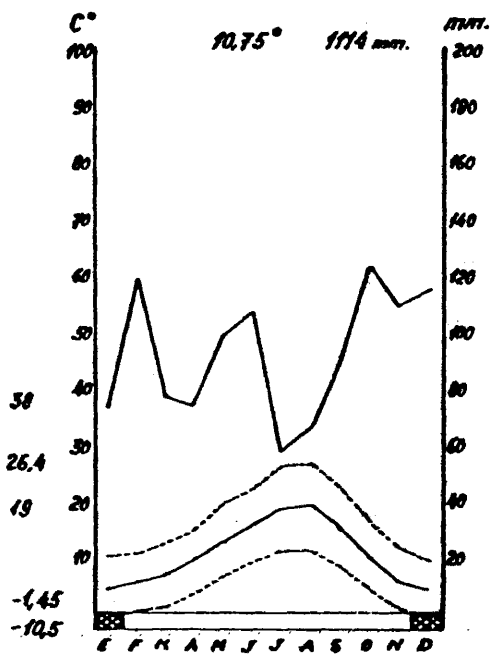


ISABA

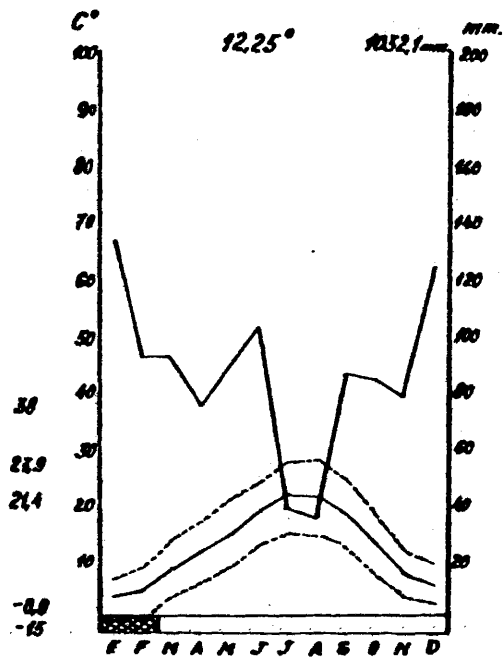


40

NAVASCUES
(480m.)



USTES
(620m.)



Como resumen y en líneas generales se puede decir que la humedad penetra fundamentalmente por el noroeste, procedente del Cantábrico y siguiendo la dirección dominante de los vientos oceánicos, es menor y accidental la penetración de humedad procedente del Mediterráneo. Con frecuencia se observa una capa espesa de nubes en la parte francesa del Pirineo Occidental (particularmente notorio en la región de Larra) que se diluye al trasponer los collados de las Sierras Interiores. Así la principal barrera climática, no pasa por el contrafuerte meridional de dichas sierras. El viento baja por los valles recalentado, a veces muy seco y en primavera con humedad de hasta el 20% (efecto fohen) (MONTSERRAT, 1971a).

En la parte occidental con Sierras Interiores muy bajas (Salazar y Roncal) la penetración de niebla oceánica es muy fuerte, en las cercanías de Jaca se diluye la influencia cantábrica amortiguada y se aprecia el paso a un ambiente mas continental con aire seco, clima soleado, poca niebla y tormentas estivales más frecuentes.

Este punto con el examen detallado de los datos climáticos explica el aumento de precipitación en sentido Este-Oeste, así como, el de temperaturas en general más moderadas hacia la parte occidental debido a la influencia del Cantábrico.

El valle de Salazar, presenta un clima donde esta influencia es predominante. En Roncal, solo la región situada al norte de las Sierras Interiores (por encima de Isaba) acusa esta influencia atlántica, mientras el territorio sur refleja un caracter submediterráneo.

El efecto fohen a sotavento, de los grandes macizos (Aspe y Collarado) se aprecia en la zona de Rioseta, en el valle del Aragón, mientras que Candanchú recibe de manera directa la acción de dichos vientos dominantes

con lo que disminuye la humedad primaveral, aumentando considerablemente la sequía.

El sur de este territorio está caracterizado por un clima mas continental con inversiones térmicas nocturnas que ejercen un peso considerable en las temperaturas mínimas. Los periodos de inversión tambien se registran en macizos como el de Candanchú pero su influencia sobre las temperaturas mínimas es menos importante.

2.3.3.-Vegetación.- (detalles en los cuadros 2,3,4 y 5).

La distribución geológica ya produce una diversificación de ambientes, con permotrias, calizas, granitos, areniscas, conglomerados de varios tipos y margas. Los suelos formados sobre dicho material geológico son también variados y determinan distintos tipos de vegetación.

Por otra parte, las distintas influencias climáticas inciden también sobre ella, permitiendo aún en suelos similares la instalación de tipos diferentes de vegetación.

Así en la zona de transición del clima oceánico al continental se encuentran distribuciones en mosaico de comunidades con plantas atlánticas y mediterráneas, que según MONTSERRAT (1971b) sugieren la alternancia de periodos húmedos con otros de matiz mediterráneo durante varios años consecutivos.

Valle de Salazar.

Estas comunidades en mosaico se presentan en la muestra Sol, aunque en general hasta Uscarrés en este valle predomina la vegetación de tipo submediterráneo donde dominan los quejigales navarros instalados sobre suelos que se acidifican con facilidad, con lluvias persistentes en otoño-invierno, nieblas frecuentes y veranos no muy calurosos. Lentamente se observa la transición hacia el piso montano inferior seco, con pre-

dominio de bujedos y Pinus silvestris con capa de musgos abundante. Este tipo de vegetación caracteriza también el valle que relaciona éste con el de Esca.

Valle del Esca.

En este valle, la diferenciación tanto geológica como climática entre las dos regiones anteriormente descritas, se traduce en una marcada diferencia en cuanto a vegetación, predominando la de tipo submediterráneo en la parte sur hasta muy cerca de Isaba, donde dominan los quejigales ó robledales de hoja marcescentes, muy degradados en general por el pastoreo, presentando el aspecto de matorrales con mucho boj.

En las gargantas se encuentran comunidades de madroñales (Arbutus unedo) y otras especies que requieren en general una atmósfera más húmeda.

En la parte más baja de la región de Belagua y Belabarce, junto con bujedos se encuentran robledales con Corylus avellana, Acer campestre, Ulmus montana, etc. formando bosques mixtos (E27) que se localizan en ambientes húmedos, al pié de grandes cantiles, con suelos enriquecidos por la caída de restos vegetales y animales de la parte superior.

También se encuentran abetales con hayas, predominando éstas en los ambientes más húmedos del piso montano.

Ascendiendo hacia Larra, y al oeste de Belagua, se encuentran pastizales sobre margas pizarrosas que por la progresiva acidificación del suelo se presentan invadidas por matorrales de Genista hispanica ssp. occidentalis principalmente (E35). Por fin, la zona de Larra, con pinares de Pinus uncinata formando bosquetes adaptados a la fuerte innivación que se encuentran en el límite occidental de su distribución geográfica, con un subsuelo formado por Festuca scoparia y matorrales de enebro.

Valle del Aragón (Canfrano).

La vegetación submediterránea es la que predomina también en la parte baja de este valle hasta los Arañones, donde se realiza la transición hacia el piso montano. Está caracterizada fundamentalmente, por los quejigales secos que constituyen la vegetación climax entre los 600 y los 1.200 m. en la Jacetania (MONTSERRAT, 1971a), generalmente se presenta muy alterada y con profundas modificaciones, atribuibles a la acción humana.

En enclaves calizos, y en las partes más secas, estos quejigales están constituidos por carrascales generalmente con mucho boj y genista.

De manera paulatina se realiza el paso hacia el piso montano, constituido fundamentalmente por Pinus silvestris con mucho boj que alcanza una talla considerable.

La vegetación típica del piso subalpino no existe en este valle y está sustituida por un pasto estepario subalpinoide con boj, en Rioseta 1, y bastante mas empobrecido en Rioseta 2.

Valle del Caldarés.

Dada la elevación general del valle, la vegetación corresponde toda a la del piso montano, que se presenta bastante homogénea a lo largo del mismo y está constituida fundamentalmente por pinar musgoso con boj, aunque existen ciertas modificaciones locales en enclaves junto a torrentes y escorrentías, muy abundantes en el valle.

En Co9, la vegetación es la clásica del piso subalpino verdadero, con Pinus uncinata junto con rododendro y arándanos.

2.4.-LAS COLONIAS ESTUDIADAS.

Se ha efectuado una prospección extensiva, dirigida a conocer la composición fenotípica de las poblaciones situadas en los cuatro valles

estudiados.

Las características de cada localidad figuran en los cuadros 2, 3, 4 y 5, y la situación de cada una de estas localidades están señaladas en los mapas de las figuras 6, 7 y 8 .

2.5.- PROBLEMAS Y METODO DE MUESTREO

2.5.1.- Fidelidad del muestreo.-

El conocimiento de la composición fenotípica de una colonia, necesitaría teóricamente el examen de todos los individuos que la constituyen. No obstante es prácticamente imposible recoger el conjunto de individuos de una población, una parte de las cuales escapa a los muestreos. En la medida en que solo una fracción de la población puede ser examinada, debe reflejar lo más exactamente posible la composición del conjunto de la colonia de donde ha sido extraída. Es pues importante, que el muestreo sea efectuado sin elección premeditada o accidental.

Observando las poblaciones en la naturaleza, resulta que sobre un determinado sustrato predominante, ciertos morfos son menos visibles que otros. Así, en un terreno sombrío, los individuos rosas o con bandas muy fusionadas, se distinguen peor que los amarillos y por el contrario los amarillos con bandas resultan mas difíciles de advertir en un sustrato herbáceo o de suelo mullido formado por gramíneas secas.

El boj es un arbusto especialmente complicado en la búsqueda de Cepaea por varias razones; una, debido al pequeño tamaño de las hojas por debajo de las cuales se sitúan los individuos. El color que predomina es verdoso sobre las ramas castaño oscuro que oculta muy bien a los individuos amarillos con bandas. El matorral suele presentar, especialmente en los lugares más secos, un contorno de hojas que al secarse presentan un color amarillo rojizo entre el cual los individuos rosas con o sin bandas

son más difíciles de descubrir.

Por otra parte, cuando una variedad es rara, el colector tiende a concederle una situación de privilegio.

Un muestreo sistemático consiste en examinar con todo cuidado las hojas, hierbas y arbustos entre los cuales los individuos pueden disimularse, y después se procede en el caso de los bojés a golpear cada arbusto fuertemente en sentido perpendicular de forma que los individuos que hubieran pasado inadvertidos caigan hacia el exterior.

En el caso de vegetación herbácea, suelos mullidos, ortigas o Cirsium se procede a rastrillar la zona de forma que los individuos protegidos en las zonas inferiores de las mismas salgan al exterior. Esto debe hacerse con mucho cuidado con objeto de no alterar en demasía el biotopo.

LAMOTTE (1951) ha mostrado que la composición de las muestras tomadas sucesivamente en una población, no difieren significativamente. Las diversas muestras pueden pues, ser consideradas como tomadas al azar.

Si la composición del medio determina la composición fenotípica de la colonia, una colonia instalada en una localidad con hábitat muy diversificado, puede exhibir un fenómeno de compensación entre los morfos predominantes en uno y otro biotopo no pudiéndose registrar las diferencias en cuanto a elección del biotopo.

Con el fin de evitar estos inconvenientes la toma de muestras se ha efectuado en áreas donde la vegetación fuera lo más uniforme posible y no mayores de 400 m² que es el tamaño determinado por LAMOTTE (1951) como el de la unidad panmictica de C. nemoralis, corroborado posteriormente por MURRAY (1964) y WOLDA (1969).

Las muestras han sido recogidas durante los años 1975, 1976 y 1977. En el primer año se tomaron datos de localidad y biotopo y en los dos

últimos se recogieron plantas para su determinación botánica con el fin de establecer con mayor precisión el tipo de vegetación en cada localidad así como, notas sobre el suelo y geología.

Solo se recogieron los individuos adultos, puesto que en los jóvenes no puede apreciarse todos los caracteres polimórficos. Los moluscos se guardaban en bolsas de plástico debidamente etiquetadas y estas transportadas al laboratorio para el protocolo de sus conchas respecto a color y bandas (CAIN y SHEPPARD, 1954) coloración del peristoma (COOK 1966, ARNOLD, 1968).

2.5.2.-Efectivo de las muestras.-

Es mas sencilla la recolección de los individuos en periodo de actividad, la cual durante la primavera se produce después de una lluvia no muy intensa o con el rocío de la mañana, es decir, que está influenciada por las condiciones de temperatura y humedad.

Sin embargo, aunque dé mayor facilidad es mas probable ejercer una selección visual aumentando la varianza del muestreo. Por esta razón aunque sin duda mas costosa, es la recogida del material en la forma anteriormente descrita.

El tiempo de duración de cada muestreo ha oscilado entre una y tres horas aproximadamente, para recoger un número de individuos que a veces no llegaba a 50. El tamaño reducido de la muestra después de este esfuerzo da idea del efectivo generalmente muy limitado, de las poblaciones en el área.

Si las muestras pueden ser consideradas como efectuadas al azar, la seguridad de las estimas está dada por las leyes habituales del muestreo. La necesidad de reducir su varianza impone un tamaño de muestra elevado (Lamotte aconseja que sea superior a 50 individuos) lo que no ha sido posi-

ble en todos los casos. Estas muestras reducidas dan idea del pequeño tamaño de la población y en estos casos el tamaño de la muestra es más próximo al de la población de la cual ha sido extraída.

2.5.3.-Estimación de la densidad de las colonias.-

Como antes se había mencionado, la densidad se ha estimado con el fin de comprobar si en las colonias pirenaicas este parámetro tiene influencia sobre la frecuencia de quiasmas.

A tal fin, se han elegido colonias que en los primeros muestreos parecían diferir en densidad.

Para estimar este parámetro, se ha utilizado el índice de LINCOLN (1930), que supone el marcado de individuos, suelta y posterior recaptura.

Si se marcan N_m individuos de la población y posteriormente se recogen N_c de los cuales N_n están marcados, la fracción N_n/N_c es el índice de recaptura o de Lincoln. Este índice es igual a N_m/N_p (siendo N_p la población total cuyo efectivo se desea conocer) siempre que se cumplan determinadas condiciones.

- a) Los animales marcados no han de sufrir daño que altere su fisiología normal.
- b) La marca no ha de perderse.
- c) Los individuos marcados tienen que tener tiempo para distribuirse uniformemente entre la población que se desea censar antes de una nueva captura.

Se comenzó ensayando diversos tipos de marcadores a base de pinturas compuestas por introcelulosa, según aconseja FORD (1971). Sin embargo al aplicar estas pinturas sobre la concha en un lugar cercano al ombligo de forma que no les hiciera mas visibles ante posibles depredadores, se comprobó que producían un efecto inmediato sobre los individuos,

los cuales salían rápidamente de la concha para después volver a introducirse en ella, segregando gran cantidad de mucus.

La pintura no se secaba adecuadamente y se perdía al ser devueltos al campo, debido al rozamiento, además el efecto sobre el individuo podría producir alteraciones en su comportamiento e incluso disminuir su viabilidad.

Por último se eligió un sistema consistente en practicar un pequeño orificio en la concha, muy cerca del peristoma, y próximo a la sutura de la primera vuelta de espira por el que se introduce y ata un hilo de nylon (con el fin de que no se pudra por la humedad). Este método no perjudica la fisiología normal de los individuos que no muestran ningún tipo de reacción y el orificio es cerrado por el animal superponiendo nuevas capas calcáreas que aprisionan fuertemente el hilo, lo que asegura la perfecta conservación de la marca. Aún cuando el hilo fuera perdido, la marca continua siendo visible, pues a pesar de que se cierre el orificio no se regenera el periostraco.

En cada localidad de las elegidas, se tomó un área igual o si la naturaleza del biotopo no lo permitía, inferior al de la unidad panmictica de C. nemoralis (ver capítulo 2.5.1) Se capturaron todos los individuos adultos que fué posible procurando que el número no descendiera de 50 en cada caso. Tras haber sido protocoladas sus conchas y marcadas se devolvieron al campo repartiendolos en el área uniformemente.

Al cabo de un mes, tiempo suficiente para que estos individuos se mezclaran con el resto de la población, se recogieron en las mismas áreas otros tantos individuos, algunos de los cuales estaba marcado; sus conchas fueron de nuevo protocoladas y 30 de ellos trasladados al laboratorio para su análisis citogenético. En esta segunda visita no se encontró ningún

individuo marcado muerto y algunos de ellos se les observó copulando lo que es un nuevo indicio de que el procedimiento no produce alteraciones en comportamiento normal de los individuos.

De todo lo expuesto, se desprende que se cumplen las condiciones requeridas para la utilización del índice de Lincoln como estimador del tamaño de la población.

No obstante, hemos preferido utilizar una modificación de dicho índice introducida por PARR y col. (1968) y adaptado a muestras de pequeño tamaño.

$$N_p = \frac{N_m (N_o + 1)}{(N_n + 1)}$$

2.5.4.- Estimación del tamaño de la concha.-

Como en muchos otros helioides, cuando C. nemoralis alcanza el estado adulto, el labio del peristoma se endurece y toma generalmente, un color marrón negruzco.

En malacología, se considera que en estado adulto el diámetro mayor de la concha es la mejor estimación del tamaño de la misma (HOAS, 1929).

Esta medida, consiste en la longitud de la línea desde el punto más ancho de la abertura hasta el punto de la última espira situado a 180° pasando por el ápice según se indica en la siguiente figura:

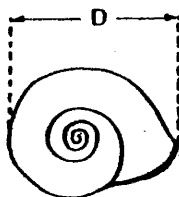


fig. 9 : Medida de la concha.

La medición se efectúa con un calibrador de precisión (Bo-LoR SF 150) como se describe en la fig. 10 .

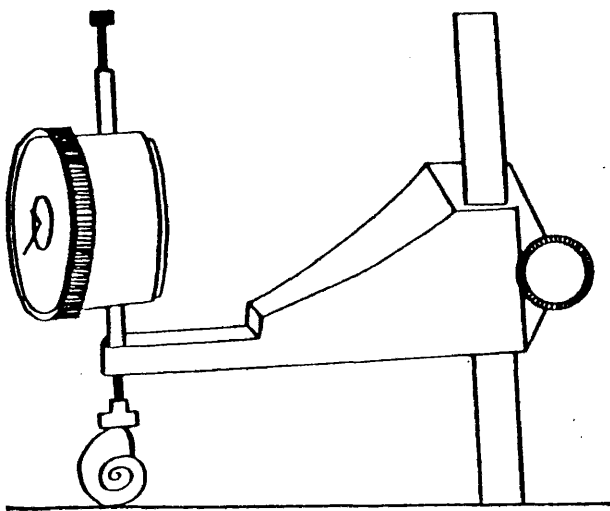


Fig. 10 : aparato utilizado para determinar el diámetro mayor de la concha con la aproximación de 0.01 mm.

El tamaño, presenta variaciones, tanto entre colonias como entre los individuos de una misma colonia; Así para el estudio entre poblaciones, se ha medido el diámetro de la concha de 50 individuos en cada muestra, al menos en aquellas cuyo efectivo sobrepasa éste número. Los individuos medidos se tomaron al azar entre los capturados en cada una de las localidades.

Para las comparaciones entre poblaciones se ha utilizado el valor medio de las medidas de estos individuos, habiéndose calculado también sus varianzas, que dan idea de la variación en el interior de una colonia.

2.5.5.- Estimación de la diversidad de las colonias.-

Algunos índices de diversidad se definen como estadísticos calculados a partir de los datos de la muestra y no en términos de constantes de la población, de forma que tales estimas no siempre son independientes del tamaño de la muestra.

Nosotros hemos utilizado el índice de SIMPSON (1949), que pro-

proporciona una estima insesgada de la diversidad de la población a partir de la de la muestra.

Considerando una población infinita, clasificada en Z grupos de forma que cada individuo pertenezca a uno de ellos y siendo p_i ($i = 1 \dots Z$) la proporción de individuos en cada uno de los Z grupos ($\sum p_i = 1$). La probabilidad de que dos individuos tomados al azar pertenezcan al mismo grupo (o morfo) es $\lambda = \sum_{i=1}^Z p_i^2$. Esta es una medida de la concentración de la clasificación, que puede tomar cualquier valor entre $1/Z$ (máxima diversidad posible con Z grupos) y 1 (todos los individuos pertenecen al mismo grupo).

Ahora bien, si se considera una muestra de N individuos, tomada al azar de una población de estas características, siendo $n_1, n_2 \dots n_Z$ ($\sum n = N$) el número de individuos de cada grupo, se demuestra que :

$1 - \frac{\sum n(n-1)}{N(N-1)}$ es un estimador insesgado de λ cuando el tamaño de la muestra varía entre $2 \leq N \leq \infty$.

Nosotros hemos utilizado en lugar de λ , $1-\lambda$, es decir la probabilidad de que dos individuos tomados al azar pertenezcan a distintos grupos. Así el valor mínimo de $1 - \frac{\sum n(n-1)}{N(N-1)}$ es cero (muestra monomórfica) y el máximo $(Z-1)/Z$ en una muestra con Z morfos.

El índice es insensitivo para bajas frecuencias y en el presente estudio, solo se han considerado las variantes mayores del polimorfismo: color de la concha, presencia o ausencia de bandas y color del peristoma.

2.6.- ANALISIS CITOGENETICO.

El estudio de la mitosis se efectuó en tejido gonial. La meiosis fué analizada en espermatoцитos por la facilidad que presenta la mayor abundancia de los mismos en ovotestes.

La glándula hermafrodita en los gasterópodos se localiza en las primeras vueltas de espira de la concha, envuelto por el hepatopáncreas.

Para su extracción se practica una hendidura en la tercera vuelta de espira, cortándola posteriormente todo alrededor; así queda la parte final del hepatopáncreas al descubierto, éste se secciona a nivel de la glándula de la albúmina (muy patente en la época reproductora) y se procede a la separación del ovotestes bajo un estereomicroscopio.

A continuación se somete el tejido a un choque hipotónico cuya naturaleza varia según se trate de observar células en mitosis o en meiosis.

Meiosis: el choque hipotónico consiste en un tratamiento de 10 ó 15 minutos con agua destilada.

Mitosis: se utiliza una mezola equimolar de cloruro potásico, nitrato sódico y citrato sódico trihidratado en proporción 4:2:1, a la cual se añade colchicina al 0.02%. Este método es una modificación introducida por WEBER (1968) a la solución salina hipotónica de OHNUKI (1965). El tejido se sumerge durante 30 minutos en ésta solución, disgregando las células que lo componen con ayuda de agujas enmangadas.

Se ha comprobado que este tratamiento da mejores resultados para la obtención de metafases mitóticas, siendo posible reconocer detalles estructurales en los cromosomas que por el primero de los métodos no se ponen de manifiesto.

A continuación, en ambos casos, se utilizó el fijador de Carnoy consistente en una mezcla de tres partes de etanol (o metanol) absoluto y una de ácido acético glacial. Para que la fijación sea lo más rápida y completa posible, se agita, cambiando al menos tres veces el fijador que a su vez elimina gran cantidad de la materia grasa del tejido.

Así los tubos guardados en gradillas y debidamente etiquetados, son almacenados en nevera a 4°C hasta su observación.

Se ha utilizado como colorante la orcina propiónico-láctica.

Su preparación se realiza disolviendo dos gramos de orcina natural en 90 ml. de la solución consistente en partes iguales de ácido propiónico y láctico. Una vez completada la total disolución se filtra, se deja una noche en reposo y se filtra de nuevo. La solución obtenida se mezcla finalmente con 110 ml de agua destilada.

Cuando el material va a ser observado, se secciona una pequeña cantidad del tejido que se coloca en un porta excavado con una gota de colorante, a los 10 minutos de tinción se deposita en un portaobjetos con una nueva gota de orcina, se coloca un cubreobjetos y se aplasta fuertemente, retirando el exceso de colorante absorbiéndolo con un papel de filtro.

La observación así como las fotografías se han realizado con un microscopio Zeiss en contraste de fase.

2.6.1.- Mitosis.-

Forma y tamaño de los cromosomas.

Se midió la longitud del par A,B y el mayor y menor del grupo C en 100 células. Posteriormente, se midieron cinco cariotipos completos, observando que el valor medio para cada uno de dichos pares en los cinco cariotipos no difería significativamente de los valores hallados al tomar dichas medidas en 100 células, por lo que se considera que el número de cariotipos medidos es representativo de la longitud real de los cromosomas de la especie.

Al efectuar la medición de los cromosomas es necesario tener en cuenta que a la fluctuación estrictamente biológica o a la imprecisión inevitable de las medidas se añaden efectos de perspectiva o incurvación de los brazos de los cromosomas, además de distinta contracción, que depende del momento en que la fijación del material sorprende a los núcleos en multiplicación.

Por ello creemos más conveniente estimar la longitud de cada

cromosoma en valores relativos, expresándolo en tanto por ciento de la longitud total del complemento haploide. Las medidas recogidas en el cuadro 50 son la media de los distintos cariotipos obtenidos para la especie.

También se han estimado los índices centroméricos L/L para cada una de las parejas. Para ello se tomaron las longitudes absolutas de los brazos largo y corto, de cada uno de los elementos de la correspondiente pareja, hallándose seguidamente la media para cada uno de los brazos.

El índice centromérico es la relación entre la media del brazo largo de cada tipo cromosómico y su correspondiente brazo corto. Es uno de los parámetros que menos se ve afectado por el pretratamiento y aplastamiento.

La nomenclatura y símbolos utilizados para cada medida tomada en los cromosomas es la propuesta por LEVAN, FREDGA y SANDBERG (1940):

L = Longitud del brazo largo.

S = Longitud del brazo corto.

\bar{L} = Longitud media del brazo largo.

\bar{S} = Longitud media del brazo corto.

$\bar{C} = \bar{L} + \bar{S}$ = Longitud total absoluta.

$R = \bar{L}/\bar{S}$ = Índice centromérico.

$\%$ = Longitud del cromosoma respecto de la longitud del complemento haploide.

En cuanto a la morfología, dichos autores proponen según el valor del índice centromérico la siguiente:

	<u>Centrómero</u>	<u>Tipo de cromosoma</u>
$1 \leq R < 1.05$	mediano	M
$1.05 \leq R < 1.7$	en región mediana	m
$1.7 \leq R < 3.0$	submediano	Sm
		Submetacéntrico

...

...	<u>Centrómero</u>	<u>Tipo de cromosoma</u>
$3.0 \leq R \leq 7.0$	subterminal	St Subterminal
$7.0 \leq R < 39$	en región terminal	t
$39 \leq R \infty$	terminal	T Terminal

2.6.2.- Meiosis.-

Frecuencia de quiasmas.

Las colonias en las que se ha efectuado el análisis de frecuencia de quiasmas figuran en el cuadro 50 y son las elegidas para el estudio de densidad.

Los resultados preliminares obtenidos en muestras recogidas en 1975, demostraron que:

a) La meiosis tiene lugar en los meses de Junio y Julio, aproximadamente dos meses después de reemprendida la actividad vital de los individuos.

b) En los individuos conservados en frigorífico a 4°C un mes después de su captura la actividad meiótica quedó detenida o bien continuó a un ritmo extremadamente lento.

Por estas razones en 1976, los ejemplares destinados al análisis citogenético se recogieron durante los meses de Junio y Julio, trasladados al laboratorio y almacenados en refrigerador hasta el momento de ser diseccionados y su gónada fijada por las técnicas anteriormente descritas.

Aunque se ha comprobado que la terminalización es tardía, el análisis de frecuencia de quiasmas se ha efectuado sobre células en diplo tene, con el fin de observar con mayor fidelidad la posición en la que se produjo el entrecruzamiento. Además debido a la mayor condensación de los bivalentes en fases posteriores, es difícil determinar en ellos el número de quiasmas, sobre todo cuando éste es superior a tres.

Se comenzó estudiando 20 células por individuo y 20 individuos

por población, comprobándose que la varianza disminuye al considerar un número mayor de células, mientras permanece más o menos constante aunque aumente el número de individuos analizado, razón por la cual se incrementó hasta 40 el número de células estudiadas para cada individuo.

La obtención de un número tan elevado de células requiere efectuar muchas preparaciones de cada individuo ya que el ovotestes, formado por numerosas mórulas, no presenta gradiente de maduración, como sucede en otras especies, por ejemplo, en carábidos (SERRANO, sin publicar).

En las muestras E12, E21, A03, A07, A09, A13 y A18, solo se consiguió estudiar 10 ejemplares de los 30 fijados en ese año, bien porque la fijación era defectuosa o porque los ejemplares no presentaban un número suficiente de células en diplotene.

Así, en las nuevas capturas de 1977 y previamente a la fijación se efectuó un control de actividad meiótica sobre algunos individuos en cada muestra, comprobándose que la división estaba aún en sus primeros estadios por lo que se mantuvo el resto de los ejemplares en cajas de población en el laboratorio, efectuando controles temporales hasta tener certeza de obtener un número suficiente de células en diplotene, momento en el cual fueron diseccionados y fijado su ovotestes.

En el examen microscópico se ha considerado el grupo C como un grupo homogéneo ante la imposibilidad de reconocer los distintos bivalentes de unas células a otras.

La variabilidad en la frecuencia de quiasmas se debe en C. nemoralis fundamentalmente, al grupo A (BANTOCK, 1972; PRICE, 1974) por tanto el análisis está cifrado principalmente en dicho bivalente.

Para el tratamiento estadístico, se ha calculado la frecuencia media de quiasmas de los 20 individuos analizados por colonia, su varianza y la varianza media entre células.

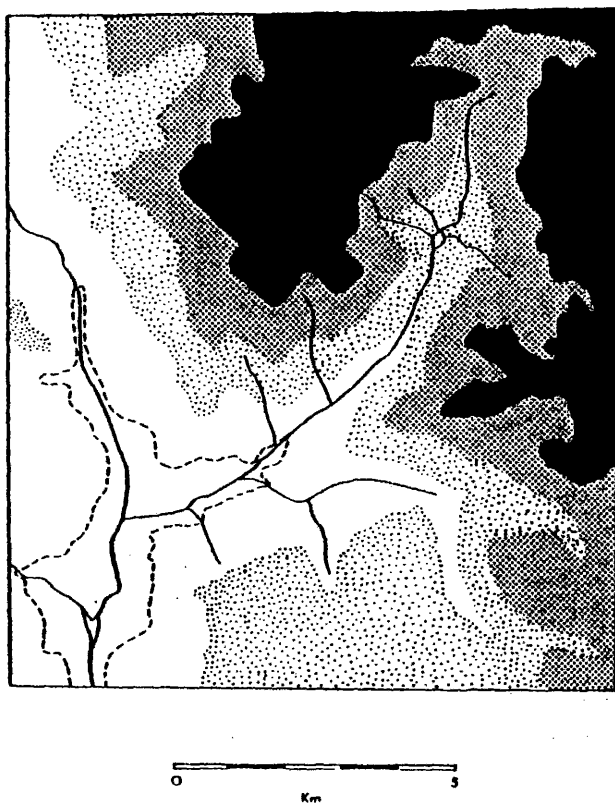


Fig 2 : Mapa topográfico del valle del rio Caldarés
Curvas de nivel a 1200m (línea de trazos), 1600
m., 2000m., y 2400m.



0 5
Km

Fig 3 : Mapa topográfico del valle del río Aragón (Canfranc). Curvas de nivel a 800m. (línea de trazos), 1200m., 1600m. y 2000m.

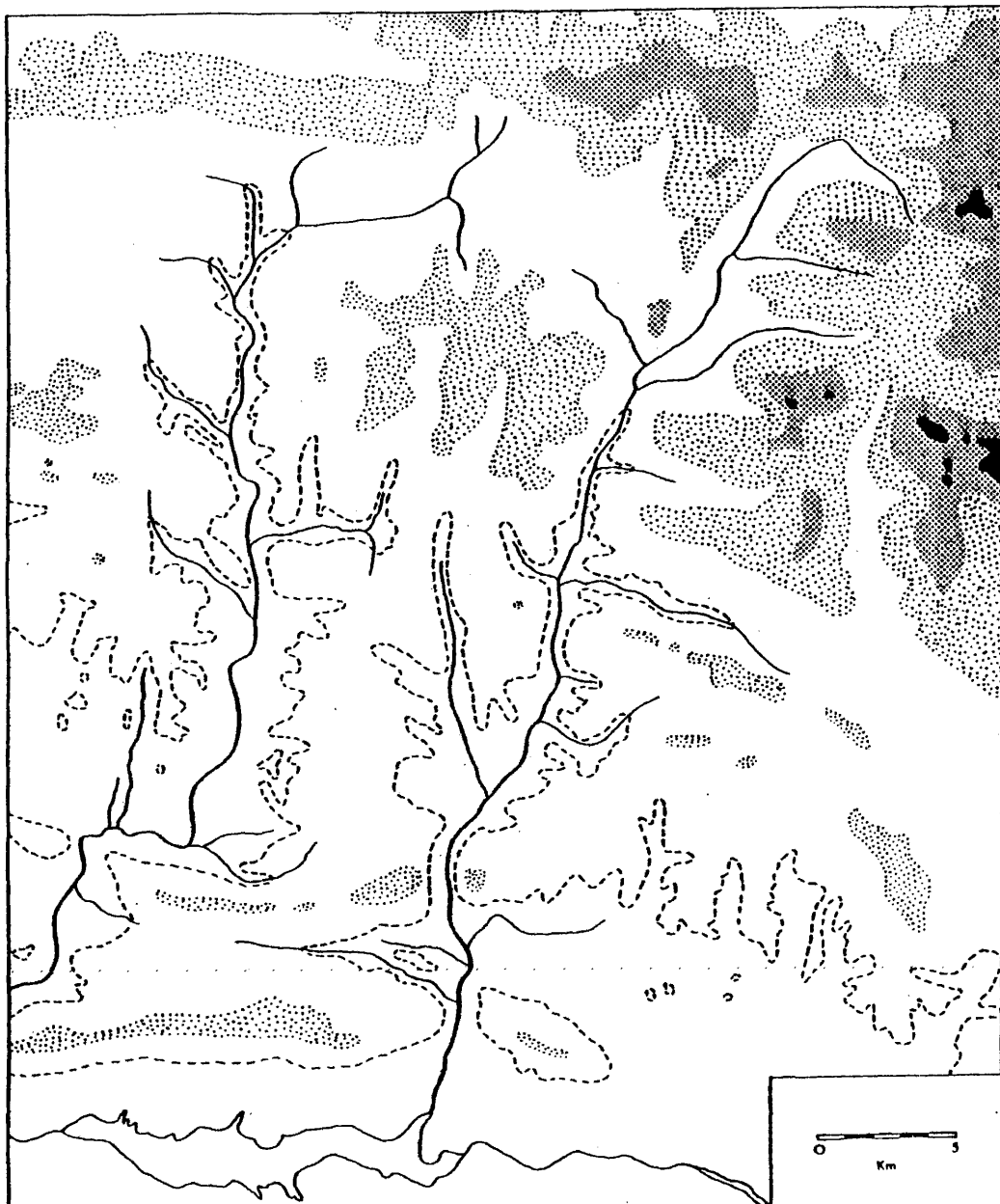


Fig 4 :Mapa topográfico de los valles de Salazar (izqda) y Esca (drcha). Curvas de nivel como en fig. 3.

Localización de las muestras y caracterización de los biotopos del Valle de Caldas

ESTACIÓN	LOCALIDAD	REFERENCIA	ALTITUD (m.)	SUELO	VEGETACIÓN	OBSERVACIONES sobre el Bioto
C01	Pto. Puntisosa Km 1	307 YB 2134	1200	1. Aluviales y gleisis en general caldenses	PH12. 13. Gruesas de las riberas	
C02	"	Km 3 307 YB 2234	1250	29. Gallinas marinas escuras	PH13. 11. Pinar wengue con boj	
C03	"	Km 4 307 YB 2334	1120	"	PH13. 14. Bosque alto en suelo rico	
C04	"	Km 5 307 YB 2335	1160	36. Miertras arcillosas alternando con arenosas	PH13. 11. Pinar wengue con boj	
C05	"	Km 6 307 YB 2435	1450	39. Grunitos en general	PH13. 11. "	
C06	"	Km 7 307 YB 2536	1540	39. Gallinas en terreno de granitos	PH13. 11. "	Vegetación típica de lugares altos con humedad relativa alta. C01212
C07	"	Km 8 307 YB 2637	1600	39. "	PH13. 11. "	
C08	"	Km 9.5 307 YB 2638	1659	39 Granitos en general	PH13. 11. "	
C09	C. El Estrecho Puntisosa	307 YB 2739	1780	"	PSA. 17. Pino negro con rododendro y arandanos	

Localización de las muestras y características de los biotopos del Valle del río Aragón (Cantabria)

NÚMERO	LOCALIDAD	REFERENCIA	ALTITUD (m.)	SUELO	VEGETACIÓN	OBSERVACIONES sobre el biotopo
A01	Berceda	307 TE 0513	825	1. Aluviones y glacia en general calcáreos	PMH. 15. Olmedas de las riberas	Chopos alta. Mucedad freática
A02	Bejar	307 TE 9615	750	2. Gravetas	PMH. 15.	
A03	Castello de Iba	307 TE 0122	900	1. Aluviones calcáreos en terrenos de 26. Pizos arenos	VM. 7. Quejigales secos juncos	
A04	Antares	307 TE 9927	1025	26. Pizos arenos	VM. 7.	
A05	Borua	307 TE 9626	1090	26. "	PMH. 15. Olmedas de las riberas	
A06	En. 12 curvet. Juncu- Villanúa	307 TE 0125	900	1. Aluviones y glacia en general calcáreos	VM. 7. Quejigales secos juncos	
A07	Villanúa (grutas)	307 TE 0429	940	3. Depósitos derivados de morrenas glacia- res	VM. 5. Carrascales centanos con boj y gavya	
A08	Villanúa	307 TE 0229	990	29. Calizas marinas marinas	VM. 5.	
A09	En. 15,5 curvet. Juncu- Gufrase	307 TE 0230	1100	29. " " "	VM. 5.	
A10	Villanúa	307 TE 0330	1120	29. " " "	VM. 7. Quejigales secos juncos	Vegetación regional
A11	Castro aléctrica, Villanúa	307 TE 0331	1000	32. Calizas alternando con areniscas y margas	VM. 7.	
A12	Gufrase	307 TE 0332	1090	32. " " "	VM. 7.	
A13	Los Arduos	307 TE 0434	1200	36. Gravetas alternando con pizos	PMH. 11. Pizar negros con boj en transición al hayedo con abeto	
A14	3º de Iba	307 TE 0536	1200	29. Calizas marinas marinas	PMH. 15. Olmedas de las riberas	
A15	Canal Roja (entrada baja)	307 TE 0439	1100	36. Gravetas alternando con pizos	PMH. 15.	
A16	Canal Roja	307 TE 0440	1250	29. Calizas marinas marinas	PMH. 11. Pizar negros con boj	
A17	Canal Roja (fuente)	307 TE 0540	1350	36. Gravetas alternando con pizos	PMH. 15. Olmedas de las riberas	Unión de las dominantes
A18	Biseta 1	307 TE 0541	1450	15. Conglomerados y areniscas calcáreas	PMH. 10. Pizar negros embalsado	
A19	Biseta 2	307 TE 0540	1480	15. " " "	PMH. 10.	Exposición por insolación y viento

Localización de las muestras y características de los biotopos del Valle del Ezoa

NÚMERO de	LOCALIDAD	REFERENCIA UTM	ALTITUD (m.)	SUELO	VEGETACIÓN	OBSERVACIONES sobre el biotopo
E01	Tosa	30T XE 6221	450	22. Margas en general	VSM. 5. Carrascales montanos	Hay cose, ómnia <u>Junia viscosa</u>
E02	Siñón	30T XE 6322	475	27. Flysch calcareo	VSM. 7. Quisigales secos jaostanos	
E03	Punto Kilométrico 1,5	30T XE 6323	508	2. Graveras en terrenos de margas	PMH. 15. Olmedas de los ríos	
E04	Castillo Nuevo, Km. 1	30T XE 6426	550	12. Calizas alternando con areniscas y margas	VSM. 5. Carrascales montanos con boj y <u>ayuba</u>	
E05	Castillo Nuevo, Km. 3	30T XE 6726	650	29. Calizas marinas masivas	VSM. 8. Quisigales navarros	
E06	Castillo Nuevo, Km. 5	30T XE 5925	750	26. Flysch arenoso	VSM. 8. En la linder con 12 bayades (PMH)	
E07	Castillo Nuevo, Km. 9	30T XE 5427	900	26. "	VSM. 8. Quisigales navarros	
E08	Salvatierra de Ezoa	30T XE 6226	550	1. Aluviones en general calcáreos	PMH. 15. Olmedas de las riberas	
E09	Punto Kilométrico 10	30T XE 6127	575	1. "	VSM. 5. Carrascales montanos con boj y <u>ayuba</u>	
E10	"	30T XE 6130	620	29. Calizas marinas masivas	PM. 3. Madroñales junto con 5. boj y <u>ayuba</u>	
E11	"	30T XE 6431	620	2. Graveras	PMH. 15. Olmedas de las riberas	
E12	Burgui	30T XE 6332	625	2. Graveras en zona de Flysch arenoso	VSM. 7. Quisigales secos jaostanos	
E13	3º de Blasón	30T XE 6634	640	27. Flysch arenoso	VSM. 7. "	
E14	Punto Kilométrico 18	30T XE 6635	675	27. "	VSM. 7. "	
E15	3º de del Camino	30T XE 6736	700	27. "	VSM. 7. "	
E16	Punto Kilométrico 20	30T XE 6739	720	29. Calizas marinas masivas	VSM. 7. "	
E17	"	30T XE 6738	740	29. "	Vegetación junto al agua en dominio de VSM. 7.	Especies frías altas <u>Cirsium</u> abundante
E18	Guarda 1	30T XE 6940	710	27. Flysch arenoso	PMH. 15. Olmedas de las riberas	

C U A D R O 4 (continuación)

MONITR N.º	LOCALIDAD	REFERENCIA UM	ALTITUD (m.)	SUELO	VEGETACIÓN	OBSERVACIONES sobre el biotopo
E19	Garde 2	307 XI 7239	800	27. Flysch arenoso	YSM. 7. Juntos a 13. Abetales con haya	
E20	Punto Kilométrico 25	307 XI 6840	740	2. Grevillas	YSM. 7. Quejigales secos jacobinos	
E21	"	307 XI 6845	790	27. Flysch arenoso	PMIS. 11. Pinar mugoso con boj	
E22	"	307 XI 6843	750	27. " "	PMIS. 11. " " "	
E23	"	307 XI 6946	820	27. " "	PMIS. 11. " " "	
E24	"	307 XI 7047	820	27. " "	PMIS. 11. " " "	
E25	3a Ustarcos 1	307 XI 7048	830	Dato no disponible	PMIL. 15. Olmedas de las riberas	
E26	"	307 XI 6949	830	" "	PMIL. 15. " "	
E27	Isaba	307 XI 7149	890	29. Calizas marinas masivas	PMIL. 14. Bomque mirto en suelo rico	En la ribera del Isca
E28	Belabares (Fuente)	307 XI 7350	920	" "	PMIL. 13. Abetales con haya, Boj	
E29	Belabares 1	307 XI 7350	1000	32. Calizas alternando con areniscas y argues	PMIS. 11. Pinar mugoso con boj	En transición al hayedo abeto
E30	"	307 XI 7449	1000	32. " "	PMIS. 11. " " "	" "
E31	Belagua 1	307 XI 7352	880	32. " "	PMIL. 15. Olmedas de las riberas	En dominio de 12. hayedo
E32	"	307 XI 7354	940	32. " "	PMIL. 15. " " "	" "
E33	"	307 XI 7556	1160	32. " "	PMIL. Vegetación junto al agua + boj	" "
E34	"	307 XI 7756	900	32. " "	PMIL. 13. Abetales con haya (ésta domina)	" "
E35	"	307 XI 7856	1340	32. " "	PSA. Alpinizado	" "
E36	Larra	307 XI 8058	1750	Calizas cárticas	PSA. 16. Complejo del pino negro con Festuca scoparia	

Localización de las muestras y caracterización de los biotopos del Valle de Salazar

NÚMERO	LOCALIDAD	REFERENCIA UTM	ALTITUD (m.)	SUELO	VEGETACIÓN	OBSERVACIONES sobre el biotopo
501	Fin de Arroyo (carganta)	30T XH 5028	600		VM. 6. Quejigales navarros	
502	" " (arroyo 1)	30T XH 4729	750		VM. 5. Carrascales montanos con boj y garbisa	
503	" " (arroyo 2)	30T XH 4829	700		VM. "	
504	El Güisquil 1	30T XH 4929	900		VM. 7. Quejigales todos jacotanos	
505	" 2	30T XH 4928	630	Datos no disponibles	VM. 5. Carrascales montanos con boj y garbisa	Excluye algo más esélido y más de que boj y boj
506	Barraquero	30T XH 5432	480		VM. 8. Quejigales navarros	
507	Ortón	30T XH 5635	620		VM. en transición con PM12. 8. en transi- ción con 11. Pinar maguero con boj	
508	Usanarte	30T XH 5638	640		PM12. 11. Pinar maguero con boj	
509	Güera	30T XH 5642	640		PM12. "	
510	Barrión	30T XH 5545	670		PM12. "	
511	Barrión	30T XH 5649	780		PM12. 14. Bosque alto próximo a 12. Maydon	Legares con nieblas frecuentes

Quadro 6: PRECIPITACIONES

1. Estación meteorológica. 2. Altitud sobre el nivel del mar. 3. Precipitación anual en mm.
4. Precipitación invernal (octubre-marzo). 5. Precipitación estival (abril-septiembre). 6.
Relación porcentual 4/5. 7. Tanto por ciento de la lluvia diciembre-enero/precipitación anual.
8. Tanto por ciento precipitación mayo-junio/precipitación anual. 9. Porcentaje de precipita-
ción en julio. 10. Número de días lluvia. 11. Número de días nieve.

1	2 m	3 mm	4 mm	5 mm	6 %	7 %	8 %	9 %	10 No	11 No
CALDARES										
El Pueyo	1000	1207	655	551	119	19,2	15,1	3,5	103	35
Escarrilla	1200	1240	669	571	117	19,3	20,9	5,4	89	25
Particosa	1184	1508	861	647	133	18,7	16,9	4,6	79	63
ARAGON										
Binaoa	762	692	360	313	117	17,9	21,1	3,7	71	8
Martillivé	860	651	328	323	101	19,4	20,4	3,8	72	6
Jaca	818	916	460	456	101	16,6	21,7	5,2	113	13
Castiello	921	1036	550	486	113	17,5	20,7	5,9	98	15
Aratores	1050	1147	589	558	106	16,0	22,7	4,6	95	19
Los Arañones	1260	1668	955	713	134	20,2	16,1	4,04	102	23
Rioseta	1450	1500	849	647	131	19,6	12,3	7,9	92	42
Candanchú	1600	1859	1035	824	126	21,2	18,8	7,3	98	65

Cuadro 6: PRECIPITACIONES (cont.)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
	m	mm	mm	mm	%	%	%	%	Nº	Nº
ESCA										
Yasa	491	708	389	319	122	24,4	18,4	2,6	101	4
Sigües	521	780	423	357	118	17,3	23,4	4,1	84	6
Salvatierra	582	1044	626	418	150	18,5	20,7	3,6	67	3
Burqui	630	980	-	-	-	22,2	18,7	4,2	64	9
Isaba	814	1123	690	433	159	28,4	16,4	1,9	111	20
Belagua	1000	1400	-	-	-	-	-	-	-	-
Larra	1700	2000	-	-	-	-	-	-	-	-
SALAZAR										
Navascués	480	1114	620	494	126	17,0	18,4	5,2	78	11
Ustés	620	1032	604	428	141	24,8	18,6	3,7	72	12

Cuadro 7: TEMPERATURAS MEDIAS

1. Altitud. 2-4. Medias anuales: 2. De medias mensuales, 3. Media de las máximas mensuales, 4. Media de las mínimas mensuales (la media mensual es la media de las medias entre máxima y mínima diarias). 5-7. Mismos valores en diciembre-enero: 5. Medias, 6. Máximas, 7. Mínimas. 8-10. Los mismos valores para julio-agosto.

ESTACION	1 m	2 Cº	3 Cº	4 Cº	5 Cº	6 Cº	7 Cº	8 Cº	9 Cº	10 Cº
CALDARES										
Escartilla	1200	8,4	12,8	4,1	3,1	6,7	-0,4	16,7	22,3	11,1
Panticosa	1184	6,3	10,5	2,2	1,9	5,5	-1,6	14,6	19,3	9,8
ARAGON										
Binaoa	762	10,5	16,4	4,7	3,2	7,7	-1,4	19,9	27,2	12,8
Martillivé	860	10,0	15,7	4,4	3,7	7,3	0,2	18,7	26,1	11,4
Jaca	818	10,6	16,4	4,8	2,1	8,9	-0,7	19,2	26,4	12,0
Castiello	921	9,3	16,2	2,4	2,4	7,8	-3,0	18,6	27,2	9,9
Aratores	1050	9,2	16	2,4	3,3	9,6	-2,99	17,0	25,0	9,2
Los Arañones	1260	7,9	12,5	3,4	0,8	4,6	-2,92	16,2	22,0	10,4
Rioseta	1450	4,9	8,7	1,0	0,2	3,1	-2,7	11,8	16,9	6,7
Candanchú	1600	4,7	8,7	0,7	0,1	3,1	-3,5	12,8	18,4	7,3
.....

Cuadro 7: TEMPERATURAS MEDIAS (cont.)

ESTACION	1 m	2 Cº	3 Cº	4 Cº	5 Cº	6 Cº	7 Cº	8 Cº	9 Cº	10 Cº
ESCA										
Yesa	491	13	17,9	8,6	5,5	8,8	2,3	21,9	28,6	15,4
Artieda	453	11,1	17,8	4,4	4,4	9,5	-0,6	19,3	27,7	11
Sigüés	521	11,7	17,2	6,7	4,8	9,1	0,7	20,8	27,8	13,7
Salvatierra	582	10,7	15,8	6,1	3,6	7,9	-0,6	19,7	26,5	12,9
P. Peña	589	11,5	17,5	5,0	4,3	9,3	-0,7	20,6	28,6	12,6
Javierregay	690	12,7	16,9	4,8	4,6	9,5	-0,2	19,4	27,0	11,9
Burqui	630	12	-	-	-	-	-	-	-	-
Isaba	814	11	-	-	-	-	-	-	-	-
Belagua	1000	10	-	-	-	-	-	-	-	-
Larra	1700	6-7	-	-	-	-	-	-	-	-
SALAZAR										
Navascues	480	10,7	16,8	4,7	4,4	9,9	-1,1	18,8	26,3	11,4
Ustés	620	12,2	17,5	6,9	4,6	8,1	0,6	21,2	27,9	14,5

Cuadro 8: OSCILACIONES TERMICAS

a). Diferencias entre valores de la columna 9 y 10 del cuadro de temperaturas medias (oscilación estival entre máxima y mínima). b). Diferencias entre la columna 9 y la media de las mínimas de enero. c). Diferencia entre los valores extremos de la curva de las medias. d). Oscilación absoluta durante el período de años estudiado.

Estación	Altitud	a	b	c	d
CALDARES					
Escarrilla	1200	11,2	23,1	14,8	41
Panticosa	1184	9,5	21,6	14,4	44
ARAGON					
Binacua	762	14,4	28,8	17,4	50
Martillve	860	14,7	27,5	16,0	46
Jaca	818	14,4	28	16,1	46,5
Castiello	921	17,3	30,6	16,6	49
Aratores	1050	15,7	28,2	14,3	45,5
Los Arañones	1260	11,6	25	16,0	47
Rioseta	1450	10,1	19,4	11,8	43
Candanchú	1600	11,1	22,4	14,2	45
ESCA					
Yesa	491	13,2	25,2	19,7	45
Artieda	453	16,7	28,7	15,2	47
Sigües	521	14,12	27,5	16,3	48
Salvatierra	582	13,6	27,5	16,5	46
P. Peña	589	16,1	29,8	17,3	50
Javierregay	690	15,1	27,5	15,2	46

Cuadro 8: OSCILACIONES TERMICAS (cont.)

Estación	Altitud	a	b	c	d
SALAZAR					
Navascues	480	14,8	27,7	14,7	48
Ustés	620	13,4	28,8	18,0	53

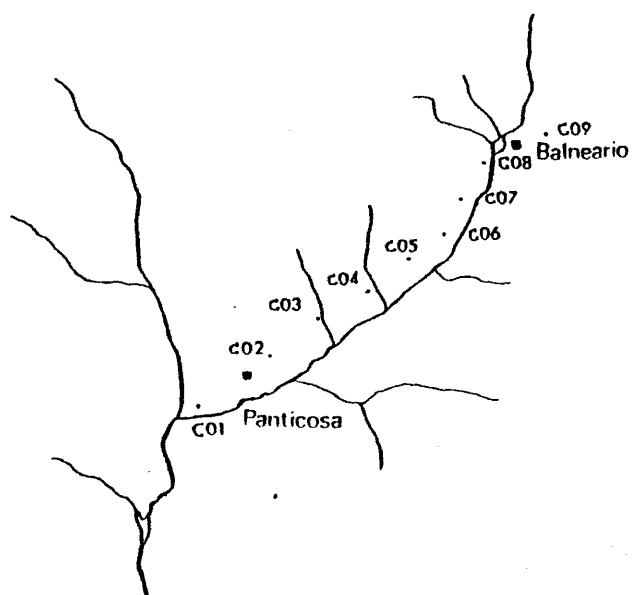


Fig 6 : Mapa señalando la localización de las muestras del valle de Caldarés

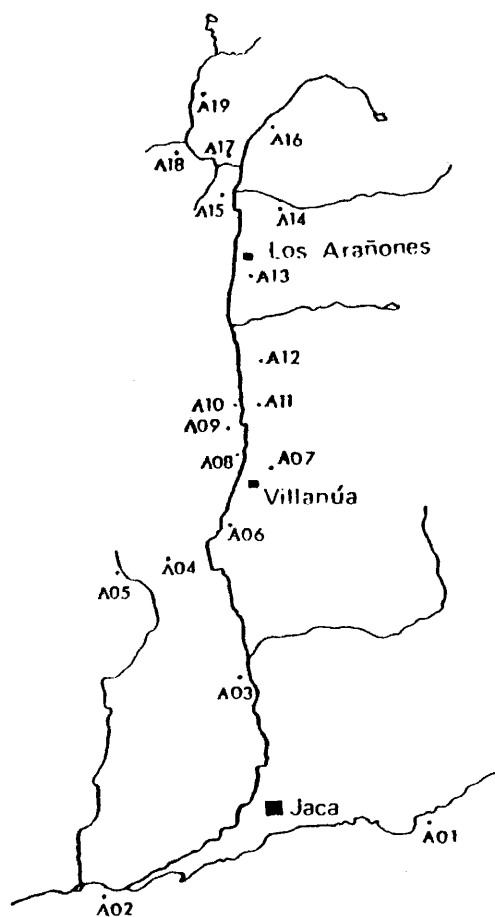


Fig 7 : Mapa señalando la localización de las muestras del valle de Aragón (Canfranc)

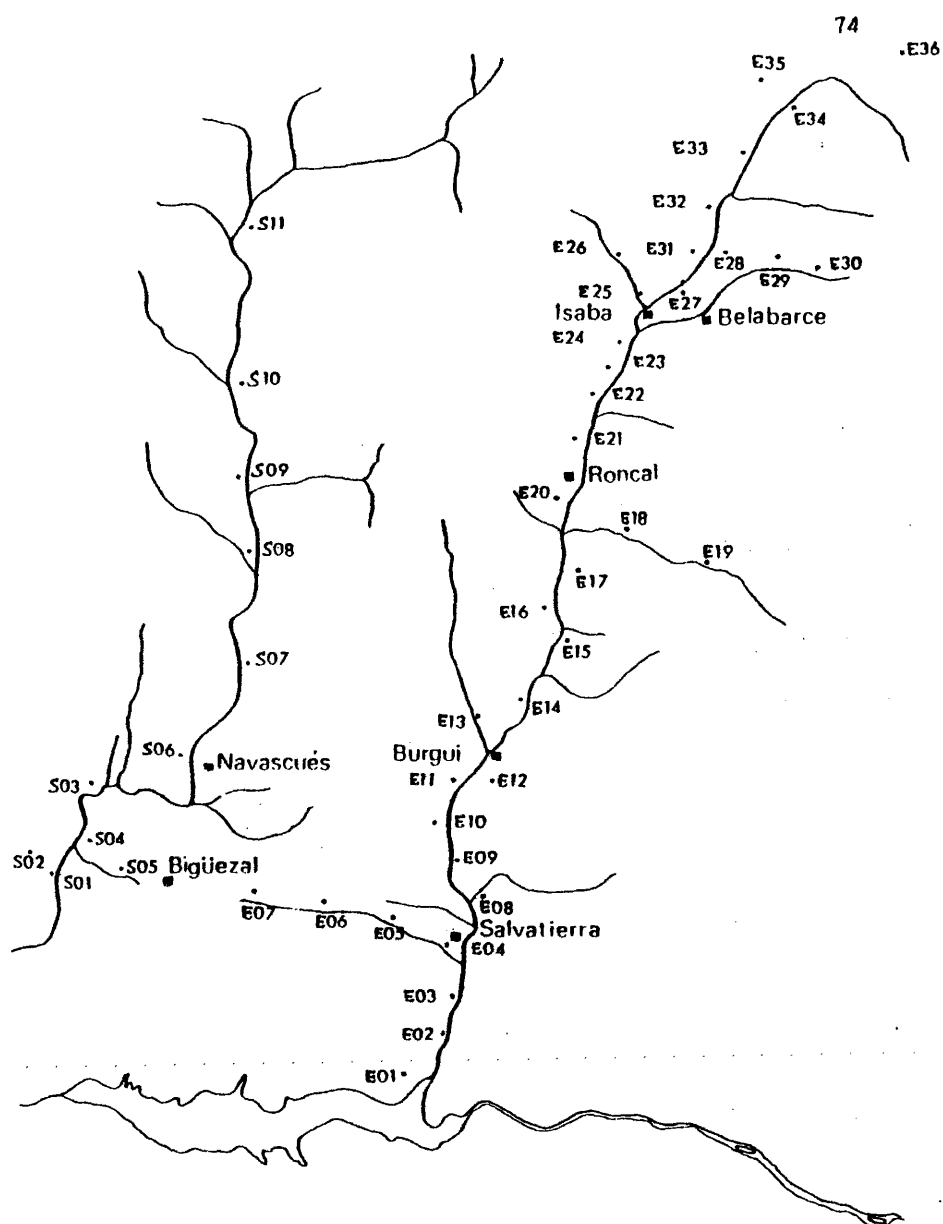


Fig 8 : Mapa señalando la localización de las muestras de los valles de Salazar (izqda) y Esca (drcha)

III.- ESTUDIO DEL POLIMORFISMO.

3.1.-RASGOS GENERALES DEL POLIMORFISMO DE C.nemorialis EN EL AREA BAJO ESTUDIO.

Las diversas variedades descritas, estan muy desigualmente representadas. En el cuadro 9 , se observa que entre los morfos de color el carácter amarillo es el mejor representado en todos los valles, con frecuencias superiores al 65%, mientras el pardo no alcanza el 4%

Cuadro 9 : Frecuencia relativa media en porcentaje de los morfos de color en los 4 valles considerados.

Caracter	Salazar	Esca	Aragón	Caldarés
Amarillo	79.29	65.09	72.44	77.98
Rosa	19.93	30.94	25.29	18.71
Pardo	0.78	3.97	2.27	3.31

Respecto al sistema de bandas, el tipo sin bandas (00000) es preponderante y caracteriza en todos los valles a más del 50% de los individuos. Entre las conchas portadoras de bandas, solo se han encontrado 15 variedades de las 31 posibles combinaciones con 1, 2, 3, 4, y 5 bandas (Cuadros: 10, 11, 12 y 13).

De estas 15 variedades los individuos se reparten esencialmente en cuatro sistemas principales, de los que el sistema con cinco bandas (12345) constituye una fracción importante, pues representa aproximadamente un 65% del total de individuos portadores de bandas, a excepción del valle de Salazar donde alcanza una frecuencia media del 39%, inferior

por tanto a los otros valles analizados. En frecuencia le sigue el sistema con una banda en posición central 00300 (7% del total de individuos) y los sistemas 00345 y 10345. El resto de las variedades en el caso de estar presentes, su frecuencia es siempre inferior al 1%.

Quadro 10: Frecuencia de los diversos sistemas de bandas entre los C. nemoralis colectados en el valle de Caldarés.

Variedades	Nº individuos observados	Frecuencia relativa en porcentaje	Frecuencia relativa entre los individuos con bandas
00000	550	65,632	-
00300	58	6,921	20,139
00005	-	-	-
10300	-	-	-
00340	-	-	-
00305	-	-	-
00045	-	-	-
10305	-	-	-
02340	-	-	-
00345	22	2,625	7,639
12340	-	-	-
12305	-	-	-
12045	-	-	-
10345	25	2,983	8,680
02345	-	-	-
12345	183	21,838	63,542
Total	838	100,00	100,00

Cuadro 11 : Frecuencia de los diversos sistemas de bandas entre los C. nemoralis colectados en el valle de Aragón.

Variedades	Nº individuos observados	Frecuencia relativa en porcentaje	Frecuencia relativa entre los individuos con bandas
00000	904	51,247	-
00300	125	7,086	14,535
00005	-	-	-
10300	1	0,058	0,116
00340	-	-	-
00305	-	-	-
00045	-	-	-
10305	2	0,113	0,232
02340	-	-	-
00345	37	2,097	4,300
12340	-	-	-
12305	-	-	-
12045	-	-	-
10345	72	4,081	8,372
02345	3	0,170	0,349
12345	620	35,147	72,09
Total	1764	100,00	100,00

Cuadro 12: Frecuencia de los diversos sistemas de bandas entre los C. nemoralis colectados en el valle de Esca.

Variedades	Nº individuos observados	Frecuencia relativa en porcentaje	Frecuencia relativa entre los individuos con bandas
00000	1584	57,516	-
00300	192	6,971	16,410
00005	-	-	-
10300	-	-	-
00340	9	0,327	0,769
00305	1	0,036	0,085
00045	1	0,036	0,085
10305	1	0,036	0,085
02340	1	0,036	0,085
00345	141	5,119	12,051
12340	2	0,073	0,171
12305	-	-	-
12045	1	0,036	0,085
10345	69	2,505	5,897
02345	23	0,835	1,966
12345	729	26,470	62,307
Total	2754	100,00	100,00

Cuadro 13: Frecuencia de los diversos sistemas de bandas entre los C. nemoralis colectados en el valle de Salazar.

Variedades	Nº individuos observados	Frecuencia relativa en porcentaje	Frecuencia relativa entre los individuos con bandas
00000	465	78,810	—
00300	24	4,067	19,200
00005	2	0,339	1,600
10300	—	—	—
00340	—	—	—
00305	—	—	—
00045	2	0,339	1,600
10305	—	—	—
02340	—	—	—
00345	38	6,440	30,400
12340	—	—	—
12305	1	0,169	0,800
12045	—	—	—
10345	8	1,356	6,400
02345	1	0,169	0,800
12345	49	8,305	39,200
Total	590	100,00	100,00

La complejidad aumenta de Este a Oeste, así en Caldarés solo se encontraron los 4 sistemas principales de bandas, 7 variedades distintas en Aragón, 12 en Esca y 9 en Salazar.

Las otras variedades han sido encontradas por otros autores en Gran Bretaña, Francia y Alemania, si bien en frecuencias muy bajas. Los tipos, 02000, 10040, 02040, 02005 y 12005, no han sido citados en la bibliografía, lo cual no significa que no existan, sino que serán necesarias prospecciones más intensivas para encontrarlos debido a la baja frecuencia con que estos morfos deben presentarse en la naturaleza.

El color del peristoma es un carácter que se presenta polimórfico en la mayoría de las colonias pirenaicas (LAMOTTE, 1972), donde coexisten en el seno de una misma población individuos con peristoma blanco junto a otros que lo tienen normalmente pigmentado de color negruzco. El siguiente cuadro muestra las frecuencias totales relativas de los individuos portadores de labio blanco. Al evaluar dichas frecuencias han sido excluidos los individuos albinos, puesto que este carácter elimina por sí mismo el pigmento de bandas y peristoma.

Cuadro 14: Frecuencia relativa, en porcentaje, de conchas con peristoma blanco en los valles considerados.

Caracter	Salazar	Esca	Aragón	Caldarés
Peristoma blanco.	32.37	24.84	34.76	13.45

La frecuencia de dicho morfo es pues, considerable, especialmente en Salazar y Aragón.

La forma con bandas hialinas (albina) antes mencionada, tam-

bién está presente. en frecuencias elevadas, según se muestra en el siguiente cuadro, siendo superiores a las citadas normalmente en la bibliografía incluso para el Pirineo Oriental (ARNOLD, 1968; CAMERON, CARTER y HAYNES 1973; JONES e IRVING, 1975).

Cuadro 15: Frecuencia relativa en porcentaje de individuos albinos.

Caracter	Salazar	Esca	Aragón	Caldarés
Albinismo	1.342	6.399	9.069	2.036

Este carácter adquiere notable importancia, no ya considerando cada valle en su conjunto, sino en ciertas colonias en que alcanza valores hasta de un 30%, como se verá en los siguientes capítulos.

En esta revisión general sobre el polimorfismo de C. nemoralis en los valles bajo estudio, es necesario mencionar el carácter "punctata" por la elevada frecuencia que alcanza en ellos, y que se refleja en el siguiente cuadro:

Cuadro 16: Frecuencia relativa en porcentaje del carácter "punctata".

Caracter	Salazar	Esca	Aragón	Caldarés
"Punctata"	0.671	3.744	4.244	5.389

Al igual que el albinismo, es importante a nivel local, donde se le encuentra hasta en el 29% de los individuos de una colonia, como es el caso de la E10.

3.2.-EL POLIMORFISMO EN LOS DISTINTOS VALLES.

El aislamiento entre valles debido a los relieves montañosos y su disposición en sentido Este-Oeste, producen profundas diferencias topográficas y climáticas entre los mismos.

Además, los valles (sobre todo Eoza y Aragón) son cortados por la cadena de las Sierras Interiores, confiriéndoles una estructura particular que a su vez influye sobre el clima y por tanto sobre la vegetación propia de cada sistema, alterada en distintos grados por la influencia autrópica, según las comunidades rurales que los habitan.

Estas condiciones, junto con la variación geográfica de las frecuencias medias de los caracteres, antes mencionada, incita a investigar si su variación dentro de cada sistema de valle, puede estar en relación con la localización de las colonias.

En los cuadros 17,18,19 y 20 se detalla la composición de las muestras para cada valle, y en los 21,22,23 y 24 se dan las frecuencias relativas de los distintos fenotipos por muestra. (cuadros al final de 3.2.4.).

Se puede apreciar que cada una de las poblaciones de donde han sido tomados los individuos, puede ser caracterizada por la identidad y la frecuencia relativa de las variedades presentes y da idea sobre la diversidad de composición de las diferentes poblaciones.

3.2.1.-Las colonias del valle de Caldarés.-

Se caracteriza por una gran pendiente, pasando en 10 kms de los 1200 a los 1800 m de altitud. El río va muy encajado y de muy difícil y a veces imposible, acceso desde la carretera, por lo que las mues-

tras han sido tomadas en su margen derecha, no lejos de la carretera.

El valle es algo abierto desde el pueblo de Panticosa, cerrándose mucho a partir del Km 3, para abrirse de nuevo en las inmediaciones del Balneario, antiguo circo glaciario.

En cuanto al color de la concha, las poblaciones de C. nemorialis se caracterizan en general, por frecuencias elevadas de amarillos (entre un 85 y 97%) en las muestras tomadas en la garganta del valle y menor frecuencia en las C01, C08 y C09 (cuadro 25 y figura 11) en que el valle se abre. El color pardo está presente en 6 de las muestras, siendo su frecuencia considerable en la C09 (12.5%).

La figura 12 muestra las fluctuaciones del carácter ausencia de bandas, superiores a las observadas para el carácter amarillo, que alcanza en las muestras C02 y C07 valores próximos al 100%. Se observa al igual que para el color, cierta similitud entre las C01, C08 y C09, aunque en esta última, muy cerca de la homogeneidad, solo un 6% de los individuos carecen de bandas.

Los sistemas con menos de 5 bandas, principalmente 00300 y 00345, están presentes en el valle. El primero en 8 de las muestras, con frecuencia elevada en la C08 (15.38%) y el segundo ausente en tres muestras es bastante menos frecuente, mostrando muy pocas regularidades en su distribución (ver cuadro 26).

Cuadro 26 Frecuencia relativa (en porcentaje) de los fenotipos 00300, 00345 y de los caracteres albinismo y "punctata" en las muestras de Caldarrés.

Muestra Nº	00300	00345	Albinos	"punctata"
C01	6.66	1.11	2.22	2.22

.....

Muestra Nº	00300	00345	Albinos	"punctata"
C02	1.37	0	1.37	0
C03	5.43	2.32	0	2.32
C04	8.22	5.46	4.11	10.96
C05	2.56	5.13	0	5.13
C06	1.76	4.12	4.70	0
C07	0	0	0	0
C08	15.38	3.29	1.65	16.48
C09	6.25	0	0	0

En general los individuos albinos, aunque están presentes en 5 muestras, son escasos, siendo 4.7% su frecuencia más elevada.

El cuadro 26 refleja, asimismo, las frecuencias de este carácter y del "punctata" que se encuentra con frecuencia elevada en dos muestras muy localizadas en el valle (C04 y C08).

Los individuos con peristoma blanco, son poco frecuentes en este valle, tanto a nivel general como entre los individuos amarillos y los sin bandas, como puede apreciarse en el cuadro 27 y figuras 13 y 14, con ausencia total en la muestra C05.

Todo lo dicho anteriormente, puede ser resumido observando los índices de polimorfismo (SIMPSON, 1949). Se ha calculado el índice general para los tres loci mayores y los índices parciales para cada uno de ellos con el fin de estimar en qué medida contribuyen al polimorfismo general (cuadro 28).

El índice de color es bajo, salvo en las muestras C01, C08 y C09, como cabría esperar del análisis de las frecuencias de este carácter;

mayor variación presenta el índice de presencia o ausencia de bandas, y un valor apreciable en la muestra C07 el de peristoma, contrastando con el resto de las muestras y en especial con la C05 monomorfa para éste carácter (todos los individuos con peristoma coloreado).

Todas estas variaciones, no guardan relación con factores climáticos generales, que lógicamente por la variación brusca en altitud, varían de forma muy considerable (ver capítulo 2.3.) aunque sí con la topografía del valle y tipo de vegetación en que fueron recogidos los individuos.

Cuadro 25: Frecuencias absolutas y relativas de los morfos sin bandas y los de coloración de la concha en las muestras de C. nemoralis del río Caldarés.

Muestra nº	Total en muestra	Sin bandas		Amarillo		Rosa		Pardo	
		nº	%	nº	%	nº	%	nº	%
001	90	48	53,33	60	66,66	28	31,11	2	2,22
002	74	72	97,29	72	97,27	2	2,70	-	-
003	129	101	78,29	113	87,59	13	10,08	3	2,32
004	73	47	64,38	69	94,52	4	5,48	-	-
005	40	26	65,00	34	85,00	3	7,50	3	7,50
006	170	132	77,65	145	85,29	20	11,76	5	2,94
007	47	43	91,49	42	89,36	5	10,64	-	-
008	182	72	39,56	84	46,15	94	51,56	6	3,29
009	32	2	6,25	16	50,00	12	37,50	4	12,50

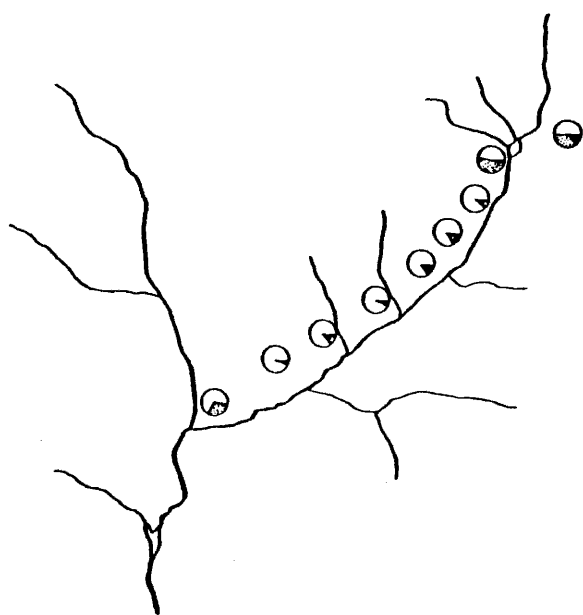


FIGURA:11

Frecuencia de amarillos (blanco), rosas (punteado) y pardo (negro) ,en las muestras tomadas en el valle del río Caldarés.

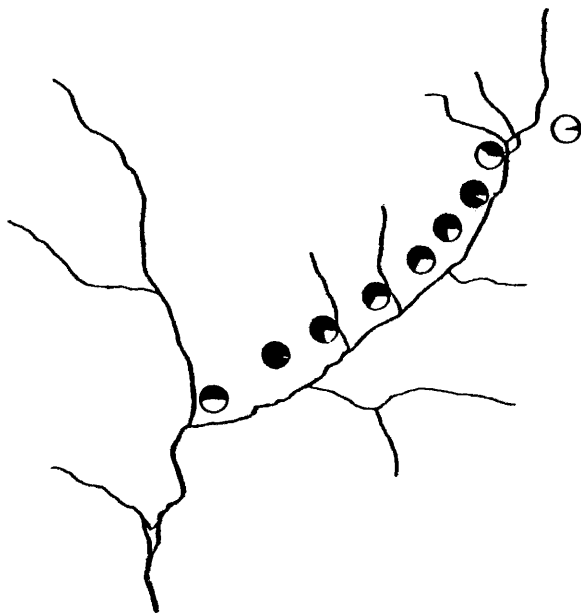


FIGURA:12

Frecuencia del caracter sin bandas (negro) y con bandas (blanco) , en las muestras tomadas en el valle del rio Caldarés.

Cuadro 27: Frecuencias absolutas y relativas del caracter peristoma blanco y de éste entre los individuos sin bandas y entre los amarillos en las muestras de C. nemoralis del valle del río Caldasés.

Muestra nº	Total en muestra (excluidos albinos)	Peristoma blanco (Pb.)		Pb. en amarillos		Pb. en sin bandas	
		nº	%	nº	%	nº	%
CO1	88	11	12,50	10	17,24	9	18,75
CO2	73	5	6,85	5	7,57	5	6,94
CO3	129	22	17,05	21	18,58	20	20,00
CO4	69	12	17,39	12	18,18	8	17,02
CO5	39	-	-	-	-	-	-
CO6	162	14	8,64	14	10,14	14	10,60
CO7	47	17	36,17	16	38,09	17	37,77
CO8	179	25	13,97	18	21,43	19	26,39
CO9	32	4	12,5	2	12,5	0	0

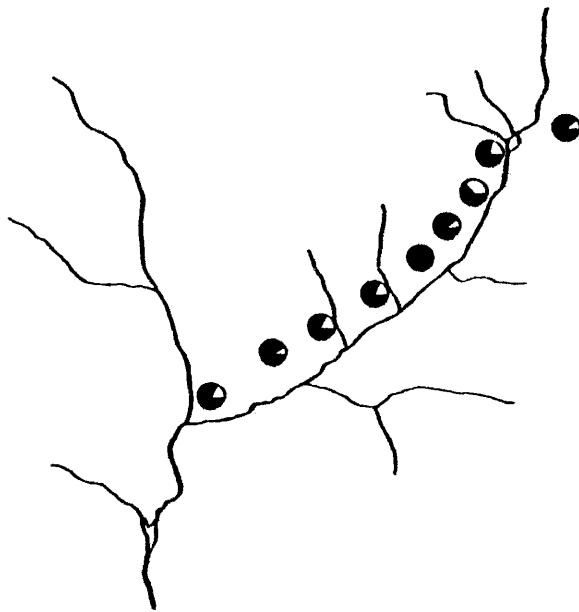


FIGURA:13

Frecuencia del caracter peristoma blanco entre los individuos amarillos de *C. nemoralis*. Valle del rio Caldarés.

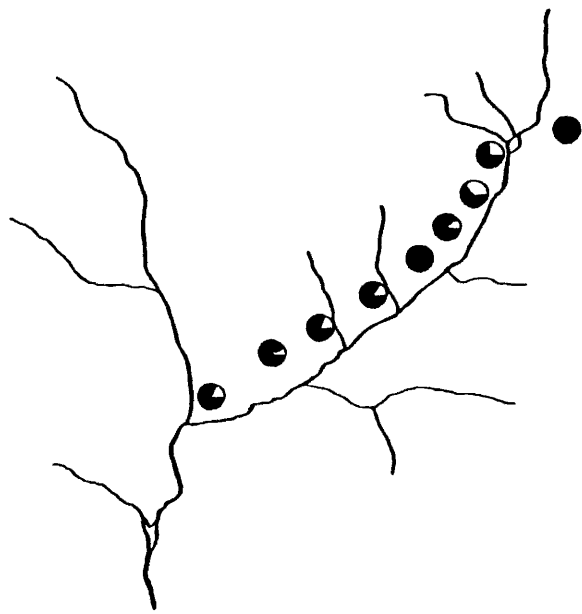


FIGURA:14

Frecuencia del carácter peristoma blanco entre los individuos de *C. nemoralis* sin bandas. Valle del río Caldarés.

Cuadro 28: Estimaciones de la diversidad fenotípica de las muestras de Caldarés. I. de P.: Índice de polimorfismo de Simpson (1949); B: Presencia de bandas; b: Ausencia de bandas; Color general de la concha: A, amarillo; R, rosa; P, pardo; Peristoma: C, pigmentado; c, sin pigmento.

Muestra Nº	I. de P. general	I. de P. A - R - P	I. de P. B - b	I. de P. C - c
C01	0,840	0,476	0,506	0,221
C02	0,182	0,053	0,053	0,129
C03	0,628	0,224	0,343	0,288
C04	0,690	0,105	0,465	0,272
C05	0,575	0,238	0,472	0
C06	0,620	0,259	0,349	0,159
C07	0,610	0,194	0,083	0,472
C08	0,879	0,548	0,476	0,242
C09	0,798	0,613	0,121	0,137

3.2.2.- Las colonias del valle del Aragón (Canfranc).-

El valle discurre con pendientes muy suaves desde Jaca hasta la entrada al Barranco de Izas. Las Sierras Interiores lo cortan un poco más arriba de Villanua, con lo que el valle se estrecha. Dichas Sierras alcanzan su mayor altitud en los picos Anayet y La Raca, al este del valle, el río se desvia y en los últimos 6 km se pasa de 1200 a 1500 m. de altitud.

En los primeros 7 km desde Jaca, no se encontró la especie, salvo algunos individuos aislados y dispersos, de forma que no se pudo recoger ninguna muestra con cuantía aceptable para el análisis de frecuencias. Posiblemente la razón de esta escasez son las proximidades de Jaca, donde C.nemoralis se utiliza con fines gastronómicos.

Entre los pocos individuos colectados, había clara predominancia del color amarillo y ausencia de bandas, lo cual está bastante de acuerdo con la idea de la influencia de la acción humana, pues según comentario personal del Prof. Balcells, dichos caracoles son despreciados para la alimentación, quizás por su disimilaridad con Helix aspersa que sin lugar a dudas es el preferido para estos fines.

En el cuadro 29, están reflejadas las frecuencias de los caracteres para color y bandas, y las figuras 15 y 16, dan la distribución geográfica de las mismas.

Se observó clara diferencia en cuanto a color entre las muestras A01 y A02 tomadas en el valle perpendicular y las de Canfranc promiamente dicho. En éste último existe cierta tendencia a la disminución de la frecuencia de amarillos desde las partes más bajas a las más altas. Bastante homogeneidad entre las muestras de la A07 a la A12 (alrededor del 85% de amarillos) tomadas todas ellas en la parte más encajada del valle y en biotopos similares; estas muestras distribuidas entre ambas laderas del valle no parecen estar afectadas por la distinta orientación Este-Oeste

de las mismas.

Las conchas color pardo están presentes en 9 de las 19 muestras con frecuencias más elevadas en las A01, A02, A07, A13 y A18 que ocupan los biotopos más variados.

Respecto al sistema de bandas (fig. 16) no se observa variación clinal de la ausencia de los mismos a lo largo del valle, aunque sí variaciones locales, destacando la muestra A01 con solo un 3% de individuos sin bandas, frente a un 94% en la A19.

El fenotipo 00300 está bien representado en todo el valle, en especial en su parte intermedia entre 900 y 1000 m de altitud con frecuencias de hasta el 18%, disminuyendo hacia las zonas más elevadas, mientras que el 00345 en general es poco común e incluso falta en 6 de las muestras.

En el cuadro 30 se dan las frecuencias de estos fenotipos y las de los caracteres albino y "punctata". La distribución geográfica de este último es irregular a lo largo del valle. No obstante, en las colonias por debajo de los 1300 m en que está presente, su frecuencia es bastante constante (alrededor del 8%) para disminuir sensiblemente por encima de aquella altitud.

Por el contrario, los individuos albinos son comunes en casi todas las muestras y bastante más abundantes que en el valle de Caldarés anteriormente descrito. La distribución de frecuencias de dicho carácter presenta un máximo en la zona media del valle.

Fluctuaciones mayores presenta el color del peristoma (cuadro 31) cuya frecuencia toma todos los valores desde 0.5 hasta 77%. Con variaciones acusadas a nivel local entre colonias muy próximas entre sí que se manifiesta claramente entre los individuos amarillos (fig. 17) aun-

que no tanto entre las conchas sin bandas (fig.18). La tendencia general es hacia un considerable aumento de su frecuencia en las partes más altas, manteniéndose en frecuencias medias en la zona intermedia del valle.

El análisis de los índices de polimorfismo (cuadro 32) indica que en general las colonias de este valle son más polimorfas que las de Caldarés. El índice de color, refleja bien la homogeneidad entre las muestras de la A07 a la A12, con valores en todas ellas inferiores que los registrados en el resto de las colonias debido a la mayor frecuencia de amarillos en estas muestras.

El índice de bandas no presenta grandes fluctuaciones salvo en las muestras A01 y A19, cuyo valor muy bajo es debido sin embargo a causas distintas, pues en la A01 casi todos los individuos tienen bandas y en la A19, casi todos carecen de ellas.

Por fin, los valores del índice de peristoma confirman las fluctuaciones acusadas a nivel local a que antes eludíamos.

El estudio de todos los caracteres polimórficos en este valle, permiten diferenciar dos zonas muy concretas en el mismo:

- La zona intermedia caracterizada por homogeneidad en cuanto a color de la concha, con neto predominio del amarillo, mayores frecuencias del fenotipo 00300 y del carácter alpino frecuencias ligeramente superiores del carácter "punctata" y medias con variaciones locales para color blanco del peristoma.
- La zona alta, por encima de 1300 m, en que la frecuencia de estos caracteres disminuye en general.

Cuadro 29: Frecuencias absolutas y relativas de los morfos sin bandas y los de coloración de la concha en las muestras de C. nemoralis del valle del río Aragón.

Muestra nº	Total en muestra	Sin bandas		Amarillo		Rosa		Pardo	
		nº	%	nº	%	nº	%	nº	%
A01	450	15	3,33	65	14,44	315	70,00	66	14,66
A02	153	33	21,57	55	35,95	91	59,47	7	4,57
A03	122	54	44,26	116	95,08	4	3,28	2	1,64
A04	110	52	27,27	106	96,36	4	3,64	-	-
A05	36	15	41,66	24	66,66	12	33,33	-	-
A06	30	19	63,33	24	80,00	6	20,00	-	-
A07	170	94	55,29	143	84,12	20	11,76	7	4,12
A08	122	74	60,65	111	90,98	11	9,02	-	-
A09	117	46	39,32	101	86,32	14	11,96	2	1,71
A10	60	36	60,00	51	85,00	8	13,33	1	1,66
A11	49	21	42,86	43	87,75	6	12,24	-	-
A12	40	16	40,00	35	87,5	5	12,50	-	-
A13	109	31	28,44	82	75,23	21	19,26	6	5,50
.....

Quadro 29: (cont.)

Muestra nº	Total en muestra	Sin bandas		Amarillo		Rosa		Pardo	
		nº	%	nº	%	nº	%	nº	%
A14	36	18	50,00	26	72,22	10	27,77	-	-
A15	30	17	56,66	15	50,00	15	50,00	-	-
A16	33	26	78,78	22	66,66	11	33,33	-	-
A17	152	39	25,66	92	60,53	60	39,47	-	-
A18	154	85	55,19	97	62,99	46	29,87	11	7,14
A19	197	185	93,91	155	78,68	40	20,30	2	1,01

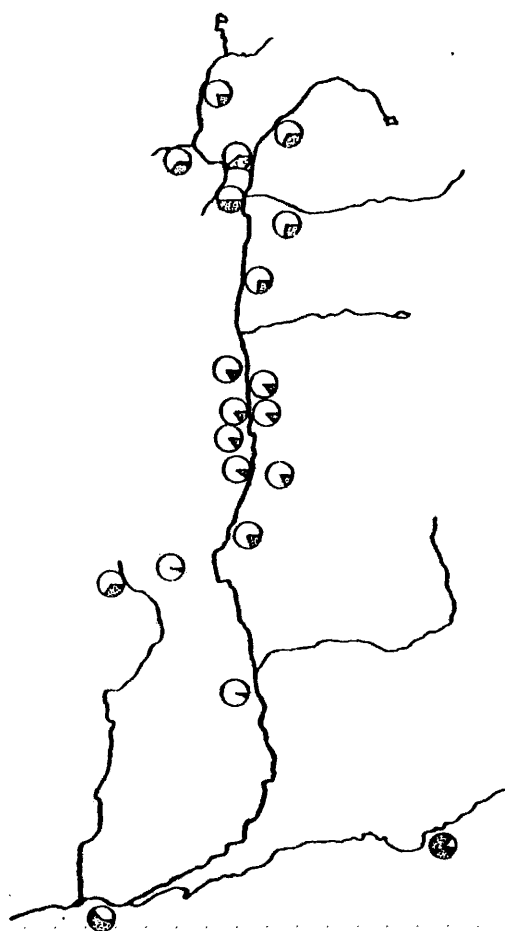


FIGURA :15

Frecuencia de amarillos (blanco) , rosas (punteado) y pardo (negro) , en las muestras tomadas en el valle del río Aragón.

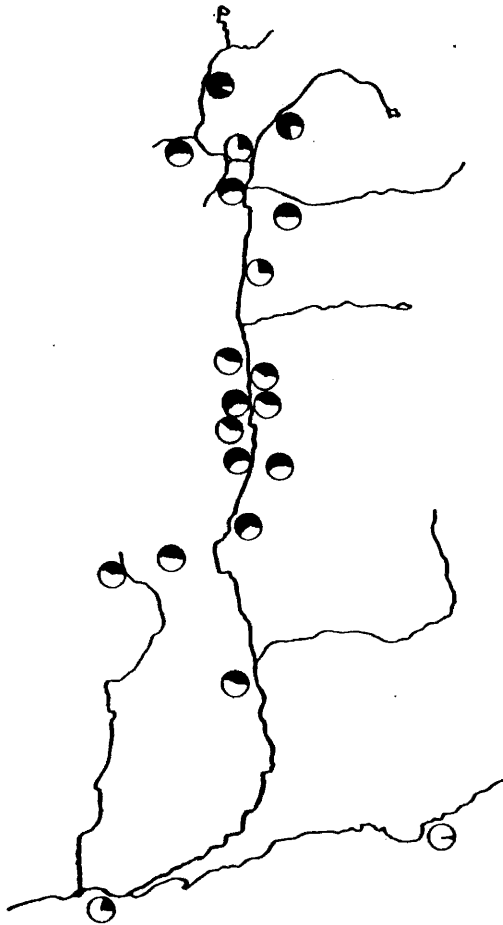


FIGURA :16

Frecuencia del caracter sin bandas (negro) y con bandas (blanco) , en las muestras tomadas en el valle del rio Aragón.

Cuadro 30: Frecuencias relativas (en porcentaje) de los fenotipos 00300, 00345 y de los caracteres albinismo y "punctata" en las muestras de Aragón.

Muestra Nº	00300	00345	albinos	"punctata"
A01	0	0	0,88	0
A02	2,61	3,92	1,96	4,57
A03	16,39	0,82	12,29	9,84
A04	9,09	0,91	20,91	0
A05	8,33	2,78	16,67	0
A06	13,33	0	0	0
A07	11,17	2,94	12,35	7,64
A08	9,84	3,28	8,19	2,46
A09	13,67	3,42	27,35	7,69
A10	16,66	0	21,66	0
A11	18,37	2,04	4,08	8,16
A12	7,5	0	7,50	0
A13	3,67	3,67	8,25	11,01
A14	8,33	0	2,78	8,33
A15	3,33	0	0	0
A16	0	8,33	15,15	0
A17	0,66	3,29	1,97	1,31
A18	0,65	1,30	5,19	4,54
A19	2,54	1,52	0	0,51

Cuadro 31: Frecuencias absolutas y relativas del caracter peristoma blanco y de éste entre los individuos sin bandas y entre los amarillos en las muestras de C. nemoralis del valle del río Aragón.

Muestra nº	Total en muestra (excluidos albinos)	Peristoma blanco (Pb.)		Pb. en amarillos		Pb. en sin bandas	
		nº	%	nº	%	nº	%
A01	446	2	0,45	1	1,54	1	6,66
A02	150	12	8,00	8	15,38	5	15,15
A03	106	38	35,85	36	35,64	35	64,80
A04	87	30	34,48	28	33,73	24	46,15
A05	29	5	17,24	4	21,05	5	33,33
A06	30	9	30,00	7	30,43	8	42,10
A07	149	56	37,58	51	39,23	50	53,19
A08	112	33	29,46	26	25,74	33	44,59
A09	85	14	16,47	11	15,28	12	26,08
A10	47	14	29,79	13	30,23	14	38,89
A11	46	5	10,87	3	7,5	4	19,05
A12	37	2	5,40	1	3,03	2	12,50
A13	100	16	16,00	11	14,64	10	32,26
.....

Quadro 31: (cont.)

Muestra nº	Total en muestra (excluidos albinos)	Peristoma blanco (Pb.)		Pb. en amarillos		Pb. en sin bandas	
		nº	%	nº	%	nº	%
A14	35	7	20,00	1	4,00	6	33,33
A15	30	11	36,66	5	33,33	10	58,82
A16	28	19	67,86	13	72,22	19	73,08
A17	149	44	29,53	34	37,36	22	56,41
A18	145	77	53,10	55	57,29	59	69,41
A19	197	151	76,65	125	80,64	141	76,22

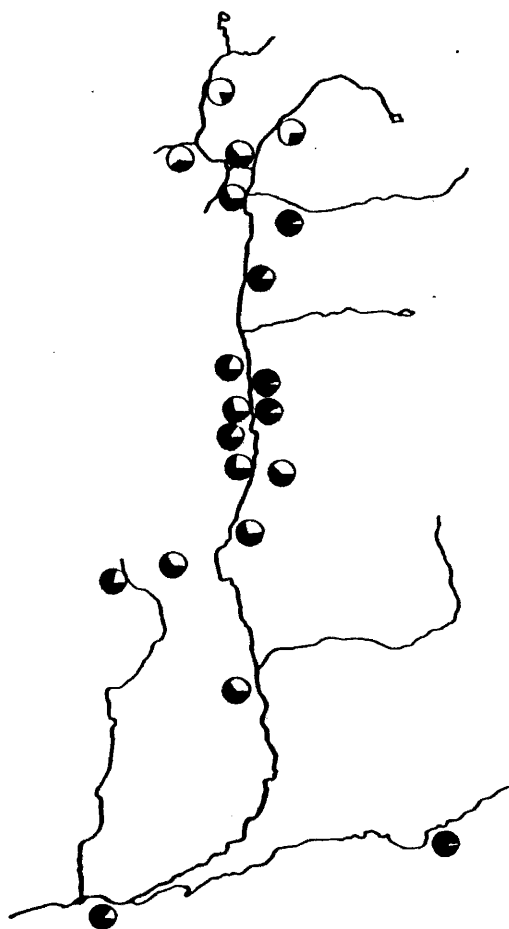
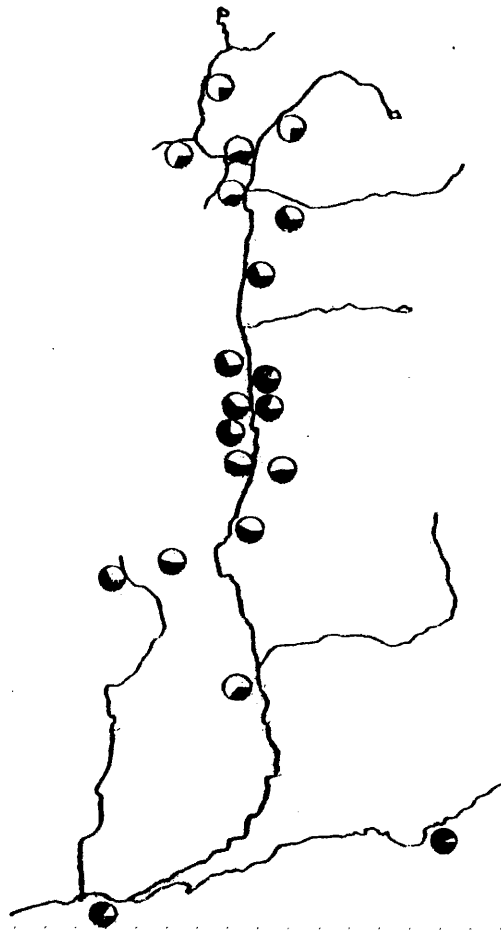


FIGURA :17

Frecuencia del caracter peristoma blanco entre los individuos amarillos de *C.nemoralis*. Valle del río Aragón.

**FIGURA:18**

Frecuencia del carácter peristoma blanco entre los individuos de *C. nemoralis* sin bandas. Valle del río Aragón.

Quadro 32: Estimaciones de la diversidad fenotípica de las muestras del valle del Aragón. I. de P.: Índice de polimorfismo de Simpson (1949); B: Presencia de bandas; b: Ausencia de bandas; Color general de la concha: A, amarillo; R, rosa; P, pardo; Peristoma: C, pigmentado; c, sin pigmento.

Muestra Nº	I. de P. general	I. de P. A - R - P	I. de P. B - b	I. de P. C - c
A01	0,47	0,431	0,065	0,009
A02	0,75	0,518	0,341	0,148
A03	0,79	0,095	0,497	0,464
A04	0,83	0,069	0,503	0,457
A05	0,81	0,468	0,517	0,295
A06	0,7166	0,37	0,48	0,434
A07	0,84	0,279	0,497	0,473
A08	0,81	0,166	0,481	0,42
A09	0,85	0,242	0,482	0,279
A10	0,6799	0,125	0,372	0,414
A11	0,6721	0,232	0,507	0,198
A12	0,6693	0,198	0,504	0,0525
A13	0,78	0,398	0,41	0,272
A14	0,7661	0,42	0,514	0,329
A15	0,8545	0,516	0,503	0,514
A16	0,6861	0,476	0,345	0,452
A17	0,82	0,481	0,384	0,419
A18	0,86	0,496	0,483	0,502
A19	0,60	0,345	0,116	0,36

3.2.3.- Las colonias del valle del Esca.-

Desde el pantano de Yesa hasta Isaba, alternan en este valle zonas abiertas con terrazas de extensión apreciable y gargantas originadas cuando el río atraviesa las Sierras de Navascués (entre Salvatierra y Burgui) y San Miguel (al sur de Roncal). En estos 32 Km las diferencias en altitud son de 450 o 850 m. Las Sierras Interiores separan esta primera porción del valle de la denominada Belagua, valle muy amplio de origen glaciar que llega hasta los 1800m de altitud en la zona de Larra. Como consecuencia se produce una división climática en el valle, entre esta última, de acusada influencia atlántica, y la parte sur, de carácter submediterráneo.

No se observan en Esca grandes variaciones en cuanto a color de la concha (cuadro 33 y fig.19). No obstante parecen diferenciarse tres zonas. La más baja, desde la muestra E01 a la E12 con frecuencias intermedias de amarillos y un incremento desde cero al 42% de pardos. Hay que exceptuar las muestras E04, E05, E06 y E07 correspondientes a un valle lateral que comunica con el vecino valle de Salazar y en las que se produce un paulatino aumento en la frecuencia de amarillos llegando incluso al monomorfismo para este carácter en la muestra más próxima a Salazar.

En la zona intermedia, el color pardo es muy escaso y los amarillos aumentan su frecuencia, aunque se observan variaciones locales. Estas mismas variaciones se manifiestan en los valles de Belagua y Belabarce donde en general, este carácter vuelve a disminuir en frecuencia mientras los pardos comienzan a ser más comunes precisamente en aquellas colonias en que el amarillo es menos frecuente.

En cuanto al carácter de bandas, se observa una importante variación entre colonias, que se manifiesta principalmente en la zona de Belagua y Belabarce; sin embargo a ésta, no se superpone ningún gradiente de variación apreciable en el valle principal del Esca, aunque sí en los

laterales, sobre todo en el de comunicación con Salazar en que de nuevo, al igual que sucede con los amarillos, la frecuencia de individuos sin bandas aumenta hasta el 100% (ver fig.20). Merece destacarse la muestra E10 por la ausencia total de éste carácter.

El fenotipo 00300 está presente en el 86% de las muestras si bien en frecuencias muy diferentes de una a otra colonia, siendo ésta su principal característica. El 00345 por su parte, ausente en 13 colonias, se presenta con frecuencia, en general, bajas especialmente en Belagua y Belabarce; así como en la parte más baja del valle (a excepción de las muestras de la E04 a la E07) estando en general, mejor representado en la zona intermedia del mismo. Las frecuencias de estos fenotipos figuran en el cuadro 34.

En el mismo cuadro, se representan los caracteres albino y bandas interrumpidas ("punctata"). En este valle, a diferencia de los anteriores, donde coexisten en el seno de una misma colonia ambos caracteres, parece producirse un fenómeno de sustitución entre ellos, de forma que en colonias donde los albinos están presentes, los "punctata" faltan o están en frecuencia extremadamente baja, y viceversa. Además los "punctata" alcanzan en éste valle, frecuencias superiores que en todos los demás y lo mismo sucede respecto a albinismo, aunque a nivel local. Este último, está notablemente mejor representado en la parte intermedia del valle, mientras los "punctata" parecen alcanzar sus máximos en las zonas más altas y más bajas respectivamente, siendo especialmente comunes en Belagua y Belabarce, y presentándose con una frecuencia del 28.6% en la muestra E10, caracterizada además por la total ausencia de individuos sin bandas.

Las variaciones locales del color del peristoma (cuadro 35) son aún más acusadas que en los valles de Caldarés y Aragón, pero a dife-

rencia con este último, dichas variaciones se manifiestan con mayor intensidad entre los individuos sin bandas (fig.22) que entre los amarillos (fig. 21). Esta que es una constante para todo el valle se observa de forma más patente en Belagua y Belabarce. En esta zona y en la parte baja, las frecuencias del carácter son inferiores a las de su parte intermedia, en especial en el área más próxima al barranco de Garde.

Los valores de los índices de polimorfismo, representados en el cuadro 36, resumen las variaciones anteriormente descritas. El índice de color, toma valores más bajos en la zona media, debido a la preponderancia de amarillos. Estos índices son bastante constantes con variaciones locales para el de bandas y diferencias muy notables en el índice de peristoma, respondiendo a las variaciones que se desprenden del análisis de frecuencias para este carácter.

Cuadro 33: Frecuencias absolutas y relativas de los morfos sin bandas y los de coloración de la concha en las muestras de C. nemoralis del valle del río Eoca.

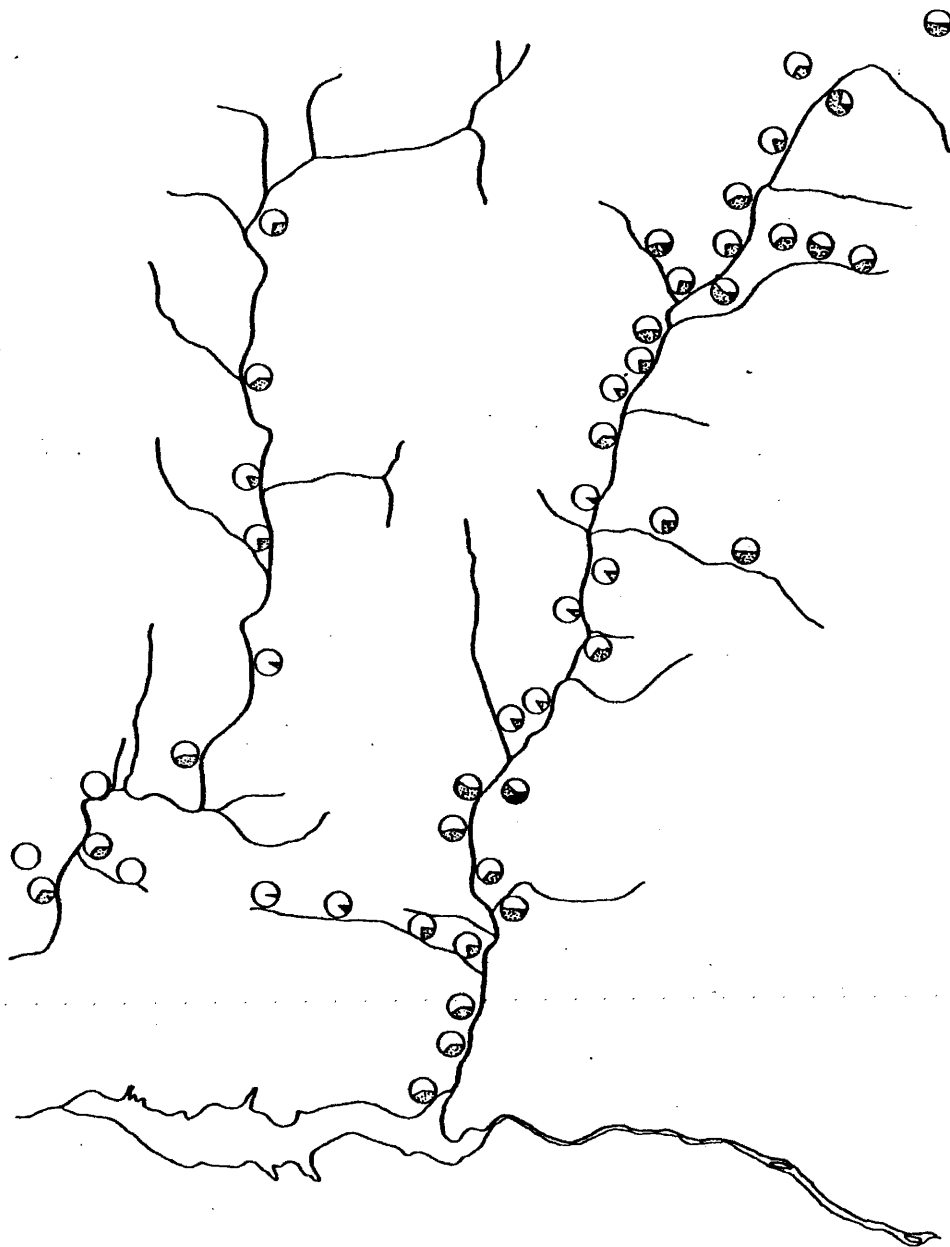
Muestra nº	Total en muestra	Sin bandas		Amarillo		Rosa		Pardo	
		nº	%	nº	%	nº	%	nº	%
E01	106	45	42,45	61	57,47	45	42,45	-	-
E02	30	17	56,66	19	63,33	11	36,66	-	-
E03	79	32	40,51	47	59,49	29	36,71	3	3,79
E04	122	54	44,26	94	77,05	28	22,95	-	-
E05	49	26	53,06	37	75,51	12	24,49	-	-
E06	226	172	76,11	199	88,05	27	11,95	-	-
E07	53	49	92,45	52	98,11	1	1,88	-	-
E08	31	20	64,52	15	48,39	13	41,93	3	9,68
E09	67	32	47,76	43	64,18	20	29,85	4	5,97
E10	35	-	-	19	54,28	14	40,00	2	5,71
E11	15	5	33,33	6	40,00	9	60,00	-	-
E12	132	70	53,03	48	36,36	29	21,96	55	41,66
E13	43	32	74,42	36	83,72	6	13,95	1	2,32
E14	151	124	82,12	129	85,43	19	12,58	3	1,98



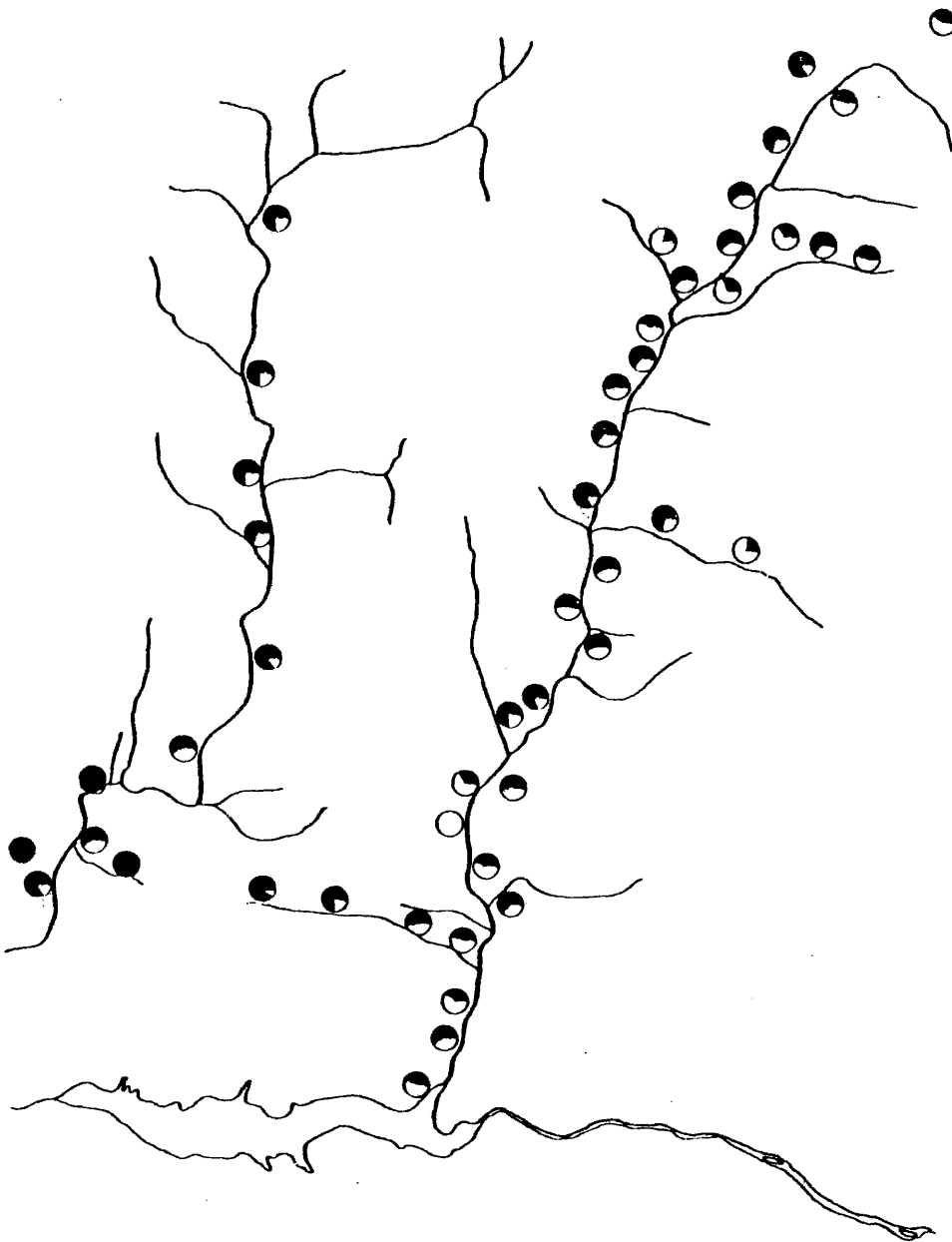
Muestra nº	Total en muestra	Sin bandas		Amarillo		Rosa		Pardo	
		nº	%	nº	%	nº	%	nº	%
B15	50	28	56,00	32	64,00	18	36,00	-	-
B16	43	22	51,16	39	90,69	4	9,31	-	-
B17	184	106	57,61	160	86,95	20	10,87	4	2,17
B18	97	80	82,47	73	75,26	24	24,74	-	-
B19	22	5	22,73	11	50,00	11	50,00	-	-
B20	77	64	83,12	71	92,21	4	5,19	2	2,59
B21	147	91	61,90	91	61,90	50	34,01	6	4,08
B22	202	105	51,98	172	85,15	30	14,85	-	-
B23	127	79	62,20	99	77,95	28	22,05	-	-
B24	49	21	42,86	27	55,10	22	44,89	-	-
B25	104	62	59,61	74	71,15	27	25,96	3	2,88
B26	31	7	22,58	17	54,84	9	29,03	5	16,13
B27	92	29	31,52	34	36,96	49	53,26	9	9,78
B28	26	9	34,61	16	61,54	10	38,46	-	-

Cuadro 33: (cont.)

Muestra nº	Total en muestra	Sin bandas		Amarillo		Rosa		Pardo	
		nº	%	nº	%	nº	%	nº	%
E29	55	34	61,82	23	41,82	28	50,91	3	5,45
E30	50	23	46,00	29	58,00	21	42,00	-	-
E31	30	18	60,00	22	73,33	8	26,66	-	-
E32	76	44	57,89	45	59,21	31	40,79	-	-
E33	20	14	70,00	16	80,00	4	20,00	-	-
E34	59	27	45,76	12	20,34	39	66,10	8	13,56
E35	21	14	66,66	14	66,66	6	28,57	1	4,76
E36	49	20	40,82	24	48,98	21	42,86	4	8,16

**FIGURA:19**

Frecuencia de amarillos (blanco), rosas (punteado) y pardo (negro), en las muestras tomadas en los valles de los ríos Salazar y Esca.

**FIGURA :20**

Frecuencia del caracter sin bandas (negro) y con bandas (blanco), en las muestras tomadas en los valles de los rios Salazar y Esca.

Cuadro 34: Frecuencias relativas (en porcentaje) de los fenotipos 00300, 00345 y de los caracteres albinismo y "punctata" en las muestras de Esca.

Muestra Nº	00300	00345	albinos	"punctata"
E01	19,81	1,88	0,94	16,98
E02	0	3,33	3,33	0
E03	7,59	3,97	1,26	0
E04	4,10	26,23	1,64	0
E05	8,00	8,00	0	0
E06	7,08	6,19	0,44	0
E07	0	0	0	0
E08	9,68	0	0	0
E09	10,45	4,48	0	1,49
E10	51,43	0	0	28,57
E11	6,66	0	0	13,33
E12	1,53	4,58	6,11	0
E13	2,32	0	11,63	0
E14	2,63	1,97	2,63	2,63
E15	8,00	8,00	12,00	0
E16	4,65	0	6,97	0
E17	0,54	3,80	21,74	0
E18	5,21	4,16	2,08	0
E19	22,73	13,64	31,82	0
E20	6,66	1,33	2,67	0
E21	4,76	6,12	3,40	0

.....

Cuadro 34: (cont.)

Muestra Nº	00300	00345	albinos	"punctata"
E22	6,93	10,89	18,32	0
E23	2,36	3,15	3,94	0
E24	16,33	6,12	4,00	22,45
E25	10,57	6,73	0,96	4,81
E26	9,68	0	0	9,68
E27	6,52	1,08	2,17	0
E28	19,23	3,84	0	0
E29	5,55	0	1,85	14,81
E30	20,00	0	0	16,00
E31	3,33	0	0	3,33
E32	9,33	1,33	1,33	0
E33	0	0	0	0
E34	16,95	3,39	1,69	15,25
E35	0	0	0	12,5
E36	0	0	2,00	0

Cuadro 35: Frecuencias absolutas y relativas del carácter peristoma blanco y de éste entre los individuos sin bandas y entre los amarillos en las muestras de C. nemoralis del valle del río Esga.

Muestra nº	Total en muestras (excluidos albinos)	Peristoma blanco (Pb.)		Pb. en amarillos		Pb. en sin bandas	
		nº	%	nº	%	nº	%
E01	105	24	22,86	18	29,51	18	40,00
E02	29	6	20,69	6	33,33	5	29,41
E03	78	10	12,82	7	15,22	5	15,62
E04	120	49	40,83	34	36,17	18	33,33
E05	49	2	4,08	0	0,00	2	7,69
E06	225	55	24,44	46	23,33	41	23,84
E07	53	23	43,39	23	44,23	22	44,89
E08	31	1	3,22	1	6,66	1	5,00
E09	67	7	10,45	6	13,95	3	9,37
E10	35	5	14,28	3	20,08	-	-
E11	15	3	20,00	1	16,66	1	25,00
E12	123	22	17,89	7	15,91	15	21,43
E13	38	10	26,32	9	27,27	10	31,25
.....

Quadro 35: (cont.)

Muestra nº	Total en muestras (excluidos albinos)	Peristoma blanco (Pb.)		Pb. en amarillos		Pb. en sin. bandas	
		nº	%	nº	%	nº	%
E14	147	31	21,09	29	23,20	23	18,55
E15	44	6	13,64	6	21,43	4	14,28
E16	40	14	35,00	13	36,11	7	31,82
E17	144	77	53,47	68	52,31	64	60,38
E18	95	41	43,16	36	49,31	35	43,75
E19	15	2	13,33	2	22,22	2	40,00
E20	75	52	69,33	51	72,86	49	76,56
E21	142	31	21,83	18	20,45	19	20,89
E22	165	76	46,06	66	45,52	67	63,81
E23	122	40	39,79	33	34,74	31	39,24
E24	46	5	10,87	2	7,41	4	19,05
E25	103	24	23,30	21	28,38	17	27,42
E26	31	-	-	-	-	-	-
.....

Quadro 35: (cont.)

Muestra nº	Total en muestras (excluidos albinos)	Peristoma blanco (Pb.)		Pb. en amarillos		Pb. en sin bandas	
		nº	%	nº	%	nº	%
E27	90	5	5,55	4	12,12	5	17,24
E28	26	3	11,54	3	18,75	1	11,11
E29	54	5	9,26	1	4,54	3	8,88
E30	50	9	18,00	5	17,24	7	30,43
E31	30	2	6,66	2	9,09	1	5,55
E32	75	3	4,00	2	4,44	2	4,54
E33	20	4	20,00	3	18,75	3	21,43
E34	58	10	17,24	1	8,33	6	22,22
E35	21	6	28,57	2	14,28	5	35,71
E36	48	3	6,25	3	12,50	1	5,00

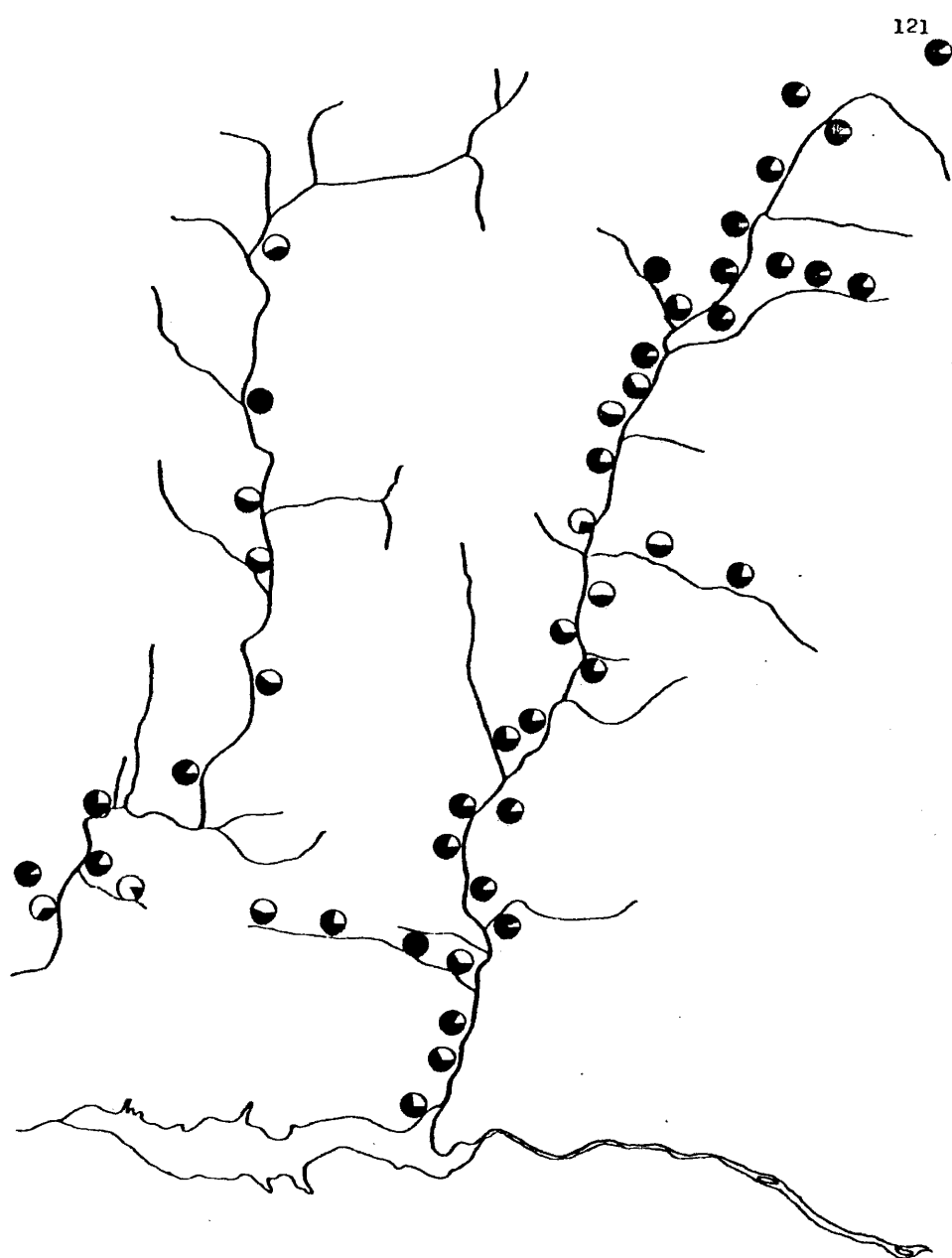


FIGURA : 21

Frecuencia del caracter peristoma blanco entre los individuos amarillos de *C. nemoralis*. Valles de los rios Salazar y Esca.

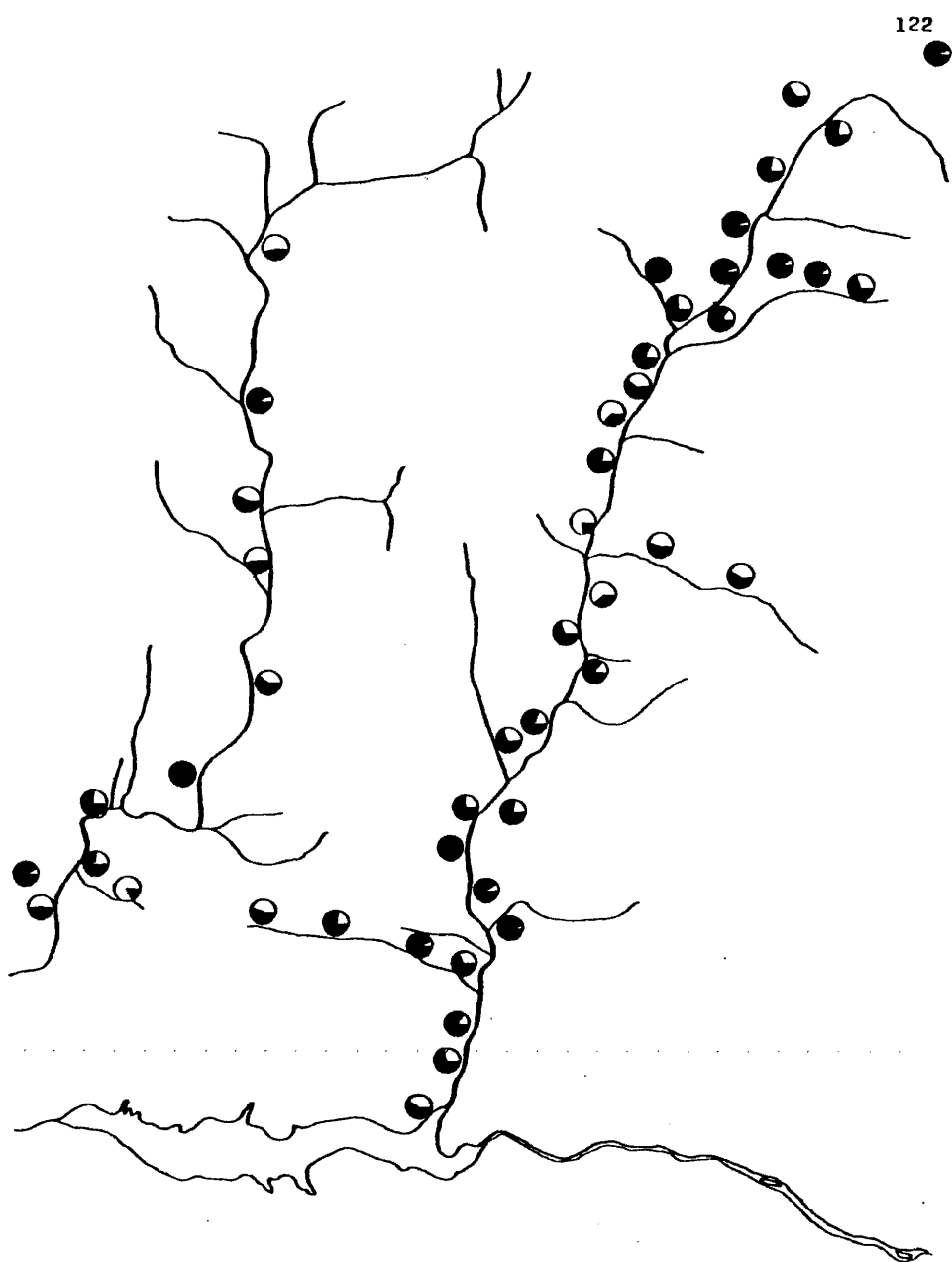


FIGURA :22

Frecuencia del caracter peristoma blanco entre los individuos de *C.nemoralis* sin bandas. Valles de los rios Salazar y Esca.

Cuadro 36: Estimaciones de la diversidad fenotípica de las muestras del valle de Esca. I. de P.: Índice de polimorfismo de Simpson (1949); B: Presencia de bandas; b: Ausencia de bandas; Color general de la concha: A, amarillo; R, rosa; P, pardo; Peristoma: C, pigmentado; c, sin pigmento.

Muestra Nº	I. de P. general	I. de P. A - R - P	I. de P. B - b	I. de P. C - c
E01	0,87	0,495	0,495	0,356
E02	0,856	0,488	0,503	0,340
E03	0,85	0,505	0,491	0,226
E04	0,838	0,251	0,505	0,472
E05	0,766	0,393	0,509	0,078
E06	0,669	0,211	0,365	0,374
E07	0,562	0	0,142	0,501
E08	0,758	0,577	0,435	0
E09	0,66	0,213	0,348	0,19
E10	0,807	0,504	0	0,345
E11	0,727	0,331	0,37	0,287
E12	0,87	0,651	0,502	0,057
E13	0,644	0,215	0,372	0,455
E14	0,63	0,256	0,296	0,335
E15	0,846	0,470	0,503	0,372
E16	0,827	0,170	0,512	0,485
E17	0,80	0,229	0,486	0,501
E18	0,728	0,376	0,292	0,496
E19	0,853	0,524	0,368	0,522
E20	0,525	0,102	0,273	0,421

Cuadro 36: (cont.)

Muestra Nº	I. de P. general	I. de P. A - R - P	I. de P. B - b	I. de P. C - o
E21	0,82	0,503	0,475	0,344
E22	0,849	0,254	0,502	0,495
E23	0,832	0,347	0,474	0,461
E24	0,864	0,500	0,505	0,259
E25	0,816	0,419	0,484	0,371
E26	0,800	0,609	0,361	0
E27	0,80	0,593	0,48	0,105
E28	0,853	0,492	0,471	0,212
E29	0,82	0,54	0,462	0,177
E30	0,873	0,497	0,507	0,301
E31	0,692	0,405	0,497	0,128
E32	0,76	0,490	0,494	0,097
E33	0,533	0,281	0,41	0,351
E34	0,852	0,518	0,506	0,290
E35	0,784	0,443	0,498	0,356
E36	0,798	0,567	0,497	0,119

3.2.4.- Las colonias del valle de Salazar.-

Las Sierras Interiores al Este del valle, no producen grandes modificaciones en su estructura. El río discurre en todo el recorrido por un valle muy amplio de gran influencia atlántica. Destaca en la parte más baja del mismo, la Foz de Arbayún, cuya parte alta es superior en altitud a la de las áreas circundantes por el cruce de la Sierra de Illón, de naturaleza caliza.

Las dos muestras tomadas en dicho lugar, presentan la particularidad de ser monomorfas, tanto para color (todas amarillos) como para ausencia de bandas, siendo el color del peristoma lo único que varía. El fondo de la Foz es un estrecho barranco que comunica con el Esca y en él se localiza otra colonia con las mismas características de las anteriores.

Son estas tres, entre las 75 muestras efectuadas en total, las únicas monomorfas para los dos caracteres más destacables en cuanto al polimorfismo de C. nemoralis: color de concha y presencia de bandas.

El resto de las colonias de este valle, no presentan grandes diferencias entre sí, ni en el color de la concha (con solo dos muestras, S06 y S10 en que los pardos están presentes) ni en la presencia o ausencia de bandas (cuadro 37 y figs. 19 y 20).

En el cuadro 38, se observa que están presentes los sistemas de bandas 00300 y 00345. El primero en frecuencias muy bajas salvo la S04 que lo contiene en un 25%. El fenotipo 00345, es bastante más frecuente, sobre todo en la parte media del valle, en las muestras S08 y S09.

Cuadro 38: Frecuencia relativa (en porcentaje) de los fenotipos 00300, 00345 y de los caracteres albinismo y "punctata" en las muestras de Salazar.

Muestra Nº	00300	00345	Albinos	"punctata"
S01	0	8.88	2.22	0
S02	0	0	0	0
S03	0	0	0	0
S04	25.00	8.82	0	0
S05	0	0	0	0
S06	2.86	5.71	0	0
S07	3.28	6.56	0	0
S08	1.88	15.09	1.88	0
S09	0	10.64	10.64	0
S010	1.92	3.84	0	0
S011	3.39	5.08	0	0

Es destacable asimismo, la ausencia total de individuos con bandas interrumpidas y la escasez de individuos albinos, presentes en solo tres muestras, dos de las cuales en frecuencia extremadamente baja y solo en la S09 llega a un 10.64%.

El color del peristoma (cuadro 39) presenta un patrón de variación local semejante a los otros valles estudiados, pudiéndose considerar como el carácter que en mayor medida contribuye al polimorfismo de

Cuadro 37: Frecuencias absolutas y relativas de los morfos sin bandas y los de coloración de la concha en las muestras de C. nemoralis del valle de Salazar.

Muestra nº	Total en muestra	Sin bandas		Amarillo		Rosa		Pardo	
		nº	%	nº	%	nº	%	nº	%
S01	90	75	83,33	58	64,44	32	35,55	-	-
S02	32	32	100,00	32	100,00	-	-	-	-
S03	69	69	100,00	69	100,00	-	-	-	-
S04	67	39	58,21	44	65,67	23	34,33	-	-
S05	30	30	100,00	30	100,00	-	-	-	-
S06	36	20	55,55	20	55,55	15	41,66	1	2,78
S07	61	53	86,88	56	91,80	5	8,19	-	-
S08	53	36	67,92	41	77,36	12	22,64	-	-
S09	47	35	74,47	39	82,98	8	17,02	-	-
S10	52	36	69,23	32	61,54	17	32,69	3	5,77
S11	59	45	76,27	43	72,88	16	27,12	-	-

Quadro 39: Frecuencias absolutas y relativas del caracter peristoma blanco y de éste entre los individuos sin bandas y entre los amarillos en las muestras C. nemoralis del valle Salazar.

Muestra nº	Total en muestra (excluidos albinos)	Peristoma blanco (Pb.)		Pb. en amarillos		Pb. en sin bandas	
		nº	%	nº	%	nº	%
S01	88	45	51,14	37	64,91	38	50,66
S02	32	3	9,37	3	9,37	3	9,37
S03	69	17	24,64	17	24,64	17	24,64
S04	67	10	14,92	8	18,18	9	23,07
S05	30	25	83,33	25	83,33	25	83,33
S06	36	4	11,11	3	15,00	0	0,00
S07	61	24	39,34	22	39,28	21	39,62
S08	52	22	42,31	17	42,50	19	52,78
S09	42	16	38,09	15	42,86	15	42,86
S10	52	3	5,77	0	0,00	3	8,33
S11	59	33	55,93	25	58,14	24	53,33

las colonias de Salazar. Variaciones de orden muy similar existen entre los individuos sin bandas (fig. 22) como entre los amarillos (fig. 21).

El siguiente cuadro representa los índices de polimorfismo de las colonias de este valle.

Cuadro 40 : Estimaciones de la diversidad fenotípica de las muestras de Salazar. (Abreviaturas y símbolos como en el cuadro 36).

Muestra Nº	I. de P. general	I. de P. A.R.P.	I. de P. B - b	I. de P. C - c
S01	0.753	0.464	0.281	0.505
S02	0.176	0	0	0.175
S03	0.377	0	0	0.377
S04	0.812	0.464	0.497	0.254
S05	0.287	0	0	0.287
S06	0.660	0.464	0.517	0.304
S07	0.588	0.153	0.232	0.485
S08	0.270	0.340	0.434	0.503
S09	0.794	0.289	0.389	0.500
S010	0.743	0.521	0.434	0.111
S011	0.786	0.402	0.368	0.501

La distribución de los diversos fenotipos en el espacio no parece pdes, obedecer a una ley común. Ciertos caracteres como el "punctata", 00300, color amarillo (salvo en Salazar), sin bandas (salvo en Cal-

darés) presentan una variación gradual de una región a otra. Para otras, sin embargo, esto no sucede, sino que las frecuencias medias de un carácter difieren más entre dos regiones próximas que entre dos más alejadas. Así la frecuencia del carácter peristoma blanco, es elevada en Salazar y Aragón, presentando grandes diferencias con Esca y Caldarés. La misma observación se aplica al carácter albinismo, muy elevada en Aragón, difiriendo considerablemente de los otros valles estudiados.

Las variaciones en el interior de una región, muestran características similares, es decir la presencia o ausencia de una variación clinal. Según el valle, un mismo carácter presenta modos de variación diferentes, así el carácter peristoma blanco, cuya frecuencia aumenta hacia la cabecera del valle en Aragón, no presenta ninguna tendencia general en los otros valles considerados. Los caracteres albino y "punctata" que en general se presentan juntos en una misma colonia, parecen excluirse mutuamente en los del Esca, tendiendo a aumentar la frecuencia de "punctata" en ambos extremos de este valle, mientras en Aragón esto sucede en la zona media.

Sin embargo, la forma sin bandas, se comporta de manera análoga en todos los valles, sin apreciarse tendencia a variación clinal, pero muestra diferencias locales importantes.

El color amarillo predomina en las zonas intermedias de los valles, principalmente en los más largos, donde se aprecia la influencia topográfica de las Sierras Interiores. En estas mismas zonas se incrementa la frecuencia de albinos.

Estos mismos datos, ponen en evidencia que una misma región, aún de extensión limitada, está lejos de ser homogénea y puede frecuentemente, presentarse subdividida en sectores que contienen grupos de colonias

de composición fenotípica más cercana, como sucede en Aragón, Esca y Salazar.

Cabe la posibilidad de que en estas colonias la semejante composición fenotípica sea debida a estar más próximos, con el consiguiente intercambio de individuos entre ellas. GUERRUCCI (1948), en un estudio del polimorfismo llevado a cabo en distintos conjuntos regionales en Francia, ha demostrado que un efecto de vecindad de este tipo se manifiesta para el carácter amarillo entre colonias que distan de 0 a 2 km, al igual que sucede con el carácter peristoma blanco, aumentando hasta 3 km la distancia en que la composición de dos colonias es independiente de su proximidad para el carácter presencia de bandas, lo que refleja la gran variabilidad del carácter en el interior de cada región.

Por término medio, las muestras recogidas han sido distanciadas alrededor de 3 km, razón por la cual creemos difícil que su composición fenotípica relativamente parecida, sea debido a un efecto de vecindad, como el señalado por GUERRUCCI, probablemente atribuido al intercambio entre individuos.

Por otra parte como ya se señaló, las colonias alejadas pertenecientes incluso a diferentes sistemas de valles poseen composiciones fenotípicas más semejantes entre sí que colonias próximas en el interior de un mismo valle.

La existencia de estas tendencias regionales e intraregionales, así como las variaciones graduales de ciertos caracteres, sugieren que el azar no es el único factor que interviene en la distribución de los fenotipos y que, en particular, la situación geográfica de una colonia parece no ser extraña a su composición.

Detalle de la composición fenotípica de las muestras de C. amarillis del Valle de Caldas. La clase "otros" incluye las variantes de bandas distintas de 12145 y 70100, o = peristoma blanco; C = peristoma coloreado; A = alvino; Po = "Punotata". Las muestras se tomaron durante los años 1975, 1976, 1977

[illegible]

Muestra nº	Altitud (m.)	MAYILLOS										NOBLES										PARDOES									
		00300					12345					00300					12345					00000					00000				
		o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C
A01	825	—	5	—	—	—	1	59	—	—	—	1	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—
A02	750	3	14	—	1	4	26	1	3	2	12	—	3	2	68	—	4	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—
A03	900	34	16	2	13	—	32	—	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A04	1025	22	27	1	6	5	20	—	2	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A05	1050	4	7	—	1	—	7	—	—	1	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A06	900	7	11	—	2	—	3	—	—	1	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A07	960	45	37	2	10	4	19	—	13	1	5	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A08	950	26	38	—	8	—	22	—	7	7	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A09	1100	9	30	1	7	—	19	1	5	1	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A10	1120	13	20	—	1	—	6	—	3	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A11	1000	2	17	—	8	—	6	1	6	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A12	1050	1	14	—	3	—	10	—	5	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A13	1280	7	14	1	1	2	45	1	4	2	6	—	1	1	7	—	2	1	1	1	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A14	1200	1	11	—	3	—	10	—	—	5	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A15	1300	4	4	—	1	1	5	—	—	6	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A16	1250	13	4	—	—	—	1	1	—	6	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A17	1350	20	14	—	—	—	13	42	1	1	2	3	—	1	6	39	2	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A18	1450	43	16	—	1	12	20	—	2	15	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A19	1480	117	29	3	—	4	1	1	—	22	15	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Total

450 (2458, 2853) al
 193 (3458) al. (4458, 3853) %
 122 (9458, 4418, 2408) al. (11458, 1858) %
 110 (13458, 3418, 7408) al
 36 (1458, 2418, 2408, 2853) al
 30
 170 (5458, 5418, 3408, 4858, 1818, 1808) al
 (6458, 6418, 1808) %
 122 (3458, 4418, 3408) al. (3458) %
 117 (13458, 8418, 6408, 1858, 2808) al
 (6458, 1418, 2858) %
 60 (3458, 5418, 1858, 4818) al
 49 (1418, 1408) al. (2418, 1408, 1808) %
 40 (2458, 1858) al
 109 (6458, 1418, 2858) al. (10458, 1408, 1858) %
 36 (1458) al. (2458, 1858) %
 30
 36 (4458, 1858) al
 132 (1458, 1858, 1808) al. (2838) %
 194 (1458, 5858, 2808) al. (2458, 4858) %
 197 (1458) %

Detalle de la composición fenotípica de las muestras de Cnemidophorus del Valle del Ezeo

Muestra n°	Altitud (m.)	AMARILLOS										ROSAS										PARDOS										Total	Otros morfos
		00000					00300					12345					otras					00000					bandas						
		o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C				
E01	450	17	17	—	11	—	14	1	1	1	10	3	7	1	19	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	106	(185B)al.(5A5B,4A1B,3B5B,4B1B)Pe		
E02	475	5	8	—	—	—	1	4	—	—	—	—	—	—	5	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	30	(1Aet)al		
E03	508	3	16	—	3	4	17	—	3	2	10	—	2	—	11	1	3	—	1	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	79	(1A1B)al		
E04	550	14	33	—	3	8	13	12	11	4	3	1	1	3	1	7	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	122	(185B,1Bet)al		
E05	650	—	21	—	3	—	10	—	3	2	3	—	1	—	3	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	50			
E06	750	37	121	5	6	3	12	2	13	4	10	3	1	1	1	1	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	226	(1A1B)al		
E07	900	22	26	—	—	—	1	3	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	53			
E08	550	1	8	—	1	—	5	—	—	—	10	—	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	31			
E09	575	3	25	—	1	2	4	1	7	—	2	—	6	—	3	—	9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	67	(1Aet)Pe		
E10	620	—	—	3	7	1	8	—	—	—	—	—	2	2	1	9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	35	(2A5B,4A1B,3B5B,1B1B)Pe		
E11	620	1	1	—	1	—	1	—	2	—	2	—	—	—	2	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15	(2B5B)Pe		
E12	625	4	14	—	—	—	2	19	1	4	1	4	1	—	2	12	—	4	10	37	1	7	—	—	—	—	—	—	—	—	131	(3A5B,4B5B,1B1B)al	
E13	640	9	21	—	—	—	2	1	2	2	1	1	—	1	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	43	(2A5B,2A3B,1B5B)al	
E14	675	23	88	2	—	1	2	3	6	—	10	—	1	—	1	2	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	152	(1A5B,1A1B,2Aet)al.(2A5B,2Aet)Pe		
E15	700	4	12	—	3	3	5	3	2	—	12	—	1	1	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	50	(2A5B,2A3B,1B5B,1B3B)al		
E16	720	6	13	1	1	7	8	2	1	1	2	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	43	(3A5B)al		
E17	740	56	40	1	—	8	21	3	1	7	1	—	—	—	1	2	—	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	164	(25A5B,6B5B,5Aet,2Bet)al	
E18	730	33	34	1	—	1	2	1	1	2	11	2	1	1	5	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	96	(185B,1B1B)al		

Muestra nº	Altitud (m.)	MAYILLOS										ROSAS										PAJONES										Total	Otras serfies																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																									
		00000					00300					12345					00000					00300					12345							00000					bandas																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																			
		o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G			o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o	G	o

CUADRO 20

Detalle de la composición fenotípica de las muestras de C. nemoralis del Valle de Salazar

Muestra n°	Altitud (m.)	ANABILLOS						ROSAS						PAJONES						Total	Otras varfies (1A3B,1B3B)al		
		00000			12345			00000			12345			00000			bandas						
		o	C	o	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C					
S01	600	35	15	—	—	1	1	3	3	3	22	—	—	3	2	—	2	—	—	—	—	90	(1A3B,1B3B)al
S02	750	3	29	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	32	
S03	700	17	52	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	69	
S04	500	8	21	—	7	—	—	7	1	9	1	9	—	2	—	2	—	—	—	—	—	68	
S05	610	25	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	30	
S06	480	—	13	1	—	3	3	—	—	—	6	—	—	1	5	—	1	—	—	—	—	35	
S07	620	20	31	1	1	—	1	1	1	1	1	1	—	1	—	2	—	—	—	—	—	61	
S08	640	15	15	—	—	2	4	1	4	4	2	—	1	1	—	3	—	—	—	—	—	53	(1A3B)al
S09	660	14	16	—	—	1	1	4	3	1	4	—	—	2	1	—	—	—	—	—	—	47	(2Aet,2A3B,1B0t)al
S10	670	—	23	—	1	—	4	—	4	1	9	—	—	4	—	3	2	1	—	—	—	52	
S11	780	21	15	—	1	3	1	1	1	1	3	6	1	—	3	—	1	2	—	—	—	59	

Frecuencias relativas en porcentaje de los diferentes sorfos en las muestras del Valle del Caldarón

Muestra nº	Altitud (m.)	AMANTILLOS						ROZAS						PARDOS							
		00000		00100		12345		otras		00000		00100		12345		otras		sin bandas		bandas	
		a	c	a	c	a	c	a	c	a	c	a	c	a	c	a	c	a	c	a	c
C01	1200	9,0	31,0	1,0	1,0	-	15,0	1,0	6,0	1,0	10,0	-	4,0	-	11,0	-	2,2	-	2,2	-	2,2
C02	1250	6,85	89,04	-	1,37	-	-	-	-	-	2,74	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
C03	1320	15,5	56,59	-	3,10	-	6,2	0,77	5,43	-	5,43	0,77	1,55	-	2,32	-	-	-	0,77	-	1,55
C04	1360	11,43	52,86	1,43	4,28	2,86	14,28	1,43	5,71	-	2,86	-	1,43	-	1,43	-	-	-	-	-	-
C05	1450	-	61,54	-	2,56	-	15,38	-	7,69	-	2,56	-	-	-	5,13	-	-	-	-	-	5,13
C06	1540	8,23	60,0	-	1,18	-	8,82	-	2,94	-	6,47	-	-	-	2,94	-	1,76	-	2,94	-	-
C07	1600	34,04	51,06	-	-	-	4,25	-	-	-	2,13	8,51	-	-	-	-	-	-	-	-	-
C08	1659	8,24	18,68	-	5,49	1,65	10,99	-	1,1	-	0,55	9,34	0,55	8,24	1,1	20,88	-	4,39	-	1,1	4,39
C09	1780	-	6,25	-	-	6,25	31,25	-	6,25	-	-	-	-	6,25	-	31,25	-	-	-	-	12,5

Frecuencias relativas en porcentaje de los diferentes morfos en las muestras del Valle del Aragón (Cuadrante)

Muestra nº	Altitud (m.)	ANÁLISIS						ROMAS						PÁNDOS					
		00000			12345			00100			00100			sin bandas			Bandas		
		a	c	-	a	c	-	a	c	-	a	c	-	a	c	-	a	c	-
A01	825	-	1,11	-	-	0,22	13,11	-	-	-	0,22	1,55	-	-	-	-	0,44	-	14,22
A02	750	1,96	9,15	-	0,65	2,61	16,99	0,65	1,96	-	1,96	7,84	-	1,96	1,3	44,44	-	1,3	3,27
A03	900	27,87	14,75	1,64	10,65	-	26,23	-	1,64	0,82	-	-	0,82	0,82	0,82	-	-	0,82	0,82
A04	1025	20,0	24,54	0,91	5,45	4,54	18,18	-	1,82	1,82	0,91	-	-	-	-	-	-	-	-
A05	1050	11,11	19,44	-	2,78	-	19,44	-	-	2,78	8,33	-	-	-	-	-	-	-	-
A06	900	23,33	36,67	-	6,67	-	10,00	-	-	3,33	-	3,33	3,33	-	-	-	-	-	-
A07	960	26,47	21,76	1,18	5,88	2,35	11,18	-	7,65	0,59	2,94	-	0,59	-	2,35	-	0,59	2,35	1,18
A08	950	21,31	31,15	-	6,36	-	18,03	-	5,74	5,74	2,46	-	-	-	0,82	-	-	-	-
A09	1100	7,69	25,64	0,85	5,98	-	16,24	0,85	4,27	0,85	3,42	-	-	-	5,13	-	-	1,71	-
A10	1120	21,67	33,33	-	1,67	-	10,0	-	5,0	-	3,33	-	-	-	1,67	-	-	1,67	-
A11	1000	4,08	34,69	-	16,33	-	12,24	2,04	12,24	4,08	-	-	-	-	4,08	-	-	-	-
A12	1050	2,5	35,0	-	7,5	-	25,0	-	12,5	2,5	-	-	-	-	5,0	-	2,5	-	-
A13	1280	6,42	12,84	0,92	0,92	1,83	41,28	0,92	3,67	1,83	5,5	-	0,92	0,92	6,42	-	1,83	0,92	0,92
A14	1200	2,78	30,55	-	8,33	-	27,78	-	-	13,89	2,78	-	-	2,78	8,33	-	-	-	-
A15	1300	13,33	13,33	-	3,33	3,33	16,67	-	-	20,0	10,0	-	-	-	20,0	-	-	-	-
A16	1250	36,11	11,11	-	-	-	2,78	2,78	-	16,67	8,33	-	-	-	2,78	-	5,55	-	-
A17	1350	13,16	9,21	-	-	8,55	27,63	0,66	0,66	1,31	1,97	-	0,66	3,95	25,66	1,31	3,29	-	-
A18	1450	27,92	11,69	-	0,65	7,79	12,99	-	1,3	9,74	3,9	-	-	3,9	7,79	-	-	0,65	1,3
A19	1480	59,39	14,72	1,52	-	2,03	0,51	0,51	-	11,17	7,61	1,01	-	-	-	-	0,51	1,01	-

Frecuencias relativas en porcentaje de los diferentes sorfos en las muestras del Valle del Esca

Muestra n°	Altitud (m.)	AMABILLOS										ROMAS										PIEDOS			
		00000					00100					00000					00100					sin bandas		bandas	
		o	c	o	c	o	o	c	o	c	o	o	c	o	c	o	o	c	o	c	o	o	c	o	c
E01	450	16,04	16,04	-	10,38	-	13,21	0,94	0,94	0,94	0,94	0,94	9,43	2,83	6,6	0,94	17,92	0,94	1,89	-	-	-	-	-	-
E02	475	16,67	26,67	-	-	-	13,33	13,33	-	-	-	-	13,33	-	-	-	16,67	-	6,67	-	-	-	-	-	-
E03	508	3,8	20,25	-	3,8	5,06	21,52	-	3,8	-	-	2,53	12,66	-	-	2,53	-	13,92	1,26	3,8	-	-	-	-	-
E04	550	11,47	27,05	-	2,46	6,56	10,65	9,84	9,02	-	-	3,28	2,46	0,82	0,82	2,46	0,82	5,74	6,56	-	-	-	-	-	-
E05	650	-	42,0	-	6,0	-	20,0	-	6,0	-	-	4,0	6,0	-	2,0	-	6,0	-	8,0	-	-	-	-	-	-
E06	750	16,37	53,54	2,21	2,65	1,33	5,31	0,88	5,75	-	-	1,77	4,42	1,33	0,44	0,44	0,44	0,44	2,65	-	-	-	-	-	-
E07	900	41,51	49,06	-	-	1,89	5,66	-	-	-	-	-	1,89	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
E08	550	3,22	25,81	-	3,22	-	16,13	-	-	-	-	-	32,26	-	6,45	-	3,22	-	-	-	-	-	-	-	-
E09	575	4,48	37,31	-	1,49	2,98	5,97	1,49	10,45	-	-	-	2,98	-	8,95	-	4,48	-	13,43	-	-	-	-	-	-
E10	620	-	-	8,57	20,0	2,86	22,86	-	-	-	-	-	-	5,71	5,71	2,86	25,71	-	-	-	-	-	-	-	-
E11	620	6,67	6,67	-	6,67	-	6,67	-	13,33	-	-	-	13,33	-	-	-	13,33	20,0	-	-	-	-	-	-	-
E12	625	3,05	10,69	-	-	1,53	14,5	0,76	3,05	-	-	0,76	3,05	0,76	-	1,53	9,16	-	3,05	-	-	-	-	-	-
E13	640	20,93	48,84	-	-	4,65	2,32	4,65	4,65	-	-	2,32	2,32	-	2,32	-	4,65	-	-	-	-	-	-	-	-
E14	675	15,13	57,89	1,31	-	0,66	1,31	1,97	3,95	-	-	-	6,98	-	0,66	-	0,66	1,31	3,95	-	-	-	-	-	-
E15	700	8,0	24,0	-	6,0	6,0	10,0	6,0	4,0	-	-	-	24,0	-	2,0	-	2,0	6,0	2,0	-	-	-	-	-	-
E16	720	13,95	30,23	2,32	2,32	16,28	18,6	4,65	2,32	-	-	2,32	4,65	-	-	-	-	2,32	-	-	-	-	-	-	-
E17	740	30,43	21,74	0,54	-	4,35	11,41	1,63	0,54	-	-	3,8	0,54	-	-	-	0,54	1,09	-	0,54	-	-	-	-	-
E18	750	34,37	35,42	1,04	-	1,04	2,08	1,04	1,04	-	-	2,08	11,46	2,08	1,04	1,04	5,21	2,08	-	-	-	-	-	-	-
.....

C U A D R O 23 (Continuación)

Muestra nº	Altitud (m.)	ANILLOS						ROSAS						PARDOS					
		00000			12345			00300			12345			sin bandas			bandas		
		a	c		a	c		a	c		a	c		a	c		a	c	
E19	800	4,54	9,09	4,54	-	9,09	22,73	-	-	-	4,54	4,54	4,54	4,54	9,09	9,09	13,64	-	-
E20	740	65,33	14,67	1,33	4,0	1,33	6,67	1,33	-	-	-	-	-	1,33	-	-	1,33	1,33	-
E21	790	12,24	34,69	-	2,04	-	10,2	-	0,68	0,68	11,56	0,68	1,36	4,76	7,48	2,72	3,4	-	1,36
E22	750	26,22	15,84	1,48	2,97	10,4	14,05	5,94	5,44	4,95	2,97	0,49	-	1,98	1,98	2,47	-	-	-
E23	820	19,68	32,28	0,79	0,79	6,3	11,81	2,36	3,94	4,72	5,51	-	0,79	1,57	5,51	-	3,94	-	-
E24	820	4,08	22,45	-	6,12	-	18,37	-	4,08	4,08	12,24	4,08	2,04	2,04	14,28	-	2,04	-	-
E25	830	13,46	31,73	0,96	5,77	3,85	11,54	1,92	1,92	2,88	9,61	-	3,85	0,96	5,77	-	2,88	-	0,96
E26	830	-	16,13	-	3,22	-	35,48	-	-	-	6,45	-	3,22	-	16,13	-	-	-	16,13
E27	850	4,35	15,22	-	1,09	-	13,04	-	2,17	1,09	7,61	-	5,43	-	38,04	-	-	-	6,52
E28	920	3,85	23,08	3,85	7,69	-	19,23	3,85	-	-	7,69	-	7,69	-	23,08	-	-	-	-
E29	1.000	1,85	24,07	-	3,7	-	5,55	-	5,55	3,7	29,63	-	-	-	11,11	3,7	3,7	-	1,85
E30	1.000	10,0	18,0	-	12,0	-	10,0	-	8,0	4,0	14,0	2,0	6,0	2,0	10,0	-	4,0	-	-
E31	880	3,33	43,33	-	-	3,33	23,33	-	-	-	13,33	-	3,33	-	10,0	-	-	-	-
E32	940	2,67	40,0	-	1,33	-	16,0	-	-	-	16,0	-	8,0	-	1,33	12,0	1,33	2,67	-
E33	1.160	10,53	52,63	-	-	5,26	15,79	-	-	5,26	5,26	-	-	-	-	-	-	-	-
E34	900	1,69	11,86	-	1,69	-	1,69	-	3,39	6,78	15,25	3,39	10,17	1,69	23,73	-	3,39	1,69	1,69
E35	1.340	8,33	33,33	-	-	-	25,0	-	-	12,5	4,17	-	-	-	-	-	-	-	4,17
E36	1.750	2,0	14,0	-	-	4,0	28,0	-	-	-	18,0	-	-	-	24,0	-	-	6,0	2,0

Frecuencias relativas en porcentaje de los diferentes morfios en las muestras del Valle de Salazar

Muestra n°	Altitud (m.)	MAYILLOS										ROSAS										PAHOS																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																												
		00000					00100					12345					otras					00000					00100					12345					otras					sin bandae					Bandae																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																			
		o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o	C	o

3.2.5. Asociación entre pares de caracteres.-

Desde el punto de vista genético se ha demostrado que los loci correspondientes respectivamente a los genes de presencia/ausencia de bandas, coloración amarilla/rosa/parda de la concha y peristoma con o sin pigmento, están estrechamente ligados. Es interesante pues, conocer si este ligamiento se manifiesta de alguna manera sobre la asociación entre estos caracteres en el seno de las poblaciones.

JONES e IRVING (1975) y ARNOLD (1968) entre otros, trabajando en valles del Pirineo Oriental, han observado asociación principalmente entre la coloración del labio y bandas 6 entre el primero y el color de la concha.

Para detectar si esta asociación entre pares de caracteres se produce en los valles analizados, se ha utilizado un test de contingencia "chi cuadrado" (χ^2), aplicándolo a cada una de las colonias.

Para el par: color de la concha-color del peristoma, son muy pocas las muestras que presentan asociación estadística significativa. Para estas, los valores del χ^2 , nivel de significación y las causas a las que esta es debida figuran en el cuadro 41 .

Como puede observarse, dichas causas son muy diferentes según los valles, así mientras en Esca, cuatro de las cinco muestras con valores de χ^2 significativos presentan un exceso de individuos amarillos con labio blanco y rosas con labio pigmentado, al igual que la única muestra de Caldarés; en Aragón la situación se invierte y dicho desequilibrio es debido a causas muy diferentes según la muestra. En las A02 y A19 predominan los mismos morfos que en Esca, en tres muestras (A08, A14 y A17) por contra son los rosas con labio blanco y amarillos con labio pigmentado los que están en exceso.

En general se observa que las muestras en que el valor de X^2 es significativo y en las que los individuos pardos están presentes, estos tienden a poseer un peristoma despigmentado.

La situación no es tan compleja, si se consideran los pares de caracteres: color concha- presencia / ausencia de bandas. Un número mayor de muestras presentan un valor de X^2 estadísticamente significativo, debido en casi todos los valles a dominancia sobre los valores esperados de individuos amarillos sin bandas (Ab) y rosas con bandas (RB). Esto es común a todas las muestras en Caldarés, Esca y Salazar, con solo una excepción (A08) en Aragón donde están en exceso los amarillos con bandas (AB) y rosas que carecen de ellas (Rb).

Se da la circunstancia de que de nuevo en aquellas muestras en que los pardos están presentes el desequilibrio se acentúa por la tendencia a la ausencia de bandas entre ellos.

Es muy semejante la situación para los pares presencia/ausencia de bandas - color del peristoma. La asociación estadísticamente significativa entre ausencia de bandas y labio blanco, se presenta en todos los valles, con la diferencia de que el número de muestras en que los valores observados difieren de los esperados, es proporcionalmente mayor en Aragón (14 sobre 19 muestras) que en el resto de los valles, mientras que para los pares anteriormente considerados era Esca la que exhibía un mayor porcentaje de muestras con este desequilibrio.

Sole en dos colonias E14 y S06, el exceso es a favor de los individuos sin bandas, con peristoma coloreado. El siguiente cuadro (43) detalla las asociaciones mencionadas para estos caracteres.

Cuadro 41: Detalle de las colonias que presentan diferencias significativas entre los valores observados y esperados para los pares de caracteres: color concha - color peristoma. La última columna indica los pares para los cuales se observa exceso respecto al valor esperado de la tabla de contingencia χ^2 . A = amarillo; R = rosa; o = peristoma blanco; C = coloreado. +, $p < 0,05$; ++, $p < 0,01$; +++, $p < 0,001$.

Muestra Nº	χ^2	g.l	Nivel de significación	Exceso de:	
CALDARES					
CO8	7,846	2	+	Ac	RC
ARAGON					
AO2	6,068	2	+	Ac	RC
AO8	6,859	1	++	AC	Rc
AO9	10,629	2	++	Pc	
A14	14,000	1	+++	AC	Rc
A17	6,896	1	++	AC	Rc
A18	6,079	2	+	AC	Pc
A19	8,191	2	+	Ac	RC
ESCA					
EO2	4,648	1	+	Ac	RC
EO5	5,929	1	+	AC	Rc
E15	3,964	1	+	Ac	RC
E18	4,885	1	+	Ac	RC
E20	7,802	2	+	Ac	RC
SALAZAR					
SO1	19,39	1	+++	Ac	RC
S10	22,84	2	+++	AC	Pc

Cuadro 42 : Detalle de las colonias con diferencias significativas entre los valores observados y esperados para los pares de caracteres: color concha - presencia/ausencia de bandas.

Muestra Nº	χ^2	g.l	Nivel de significación	Exceso de:		
CALDARES						
C03	9,227	2	++	Ab	RB	Pb
C06	7,833	2	+	Ab	RB	Pb
C08	21,177	1	+++	Ab	RB	Pb
ARAGON						
A01	4,117	1	+	Ab	RB	
A02	4,936	1	+	Ab	RB	
A06	9,440	1	++	Ab	RB	
A07	8,041	2	+	Ab	RB	Pb
A08	4,638	1	+	Ab	RB	
A17	15,617	1	+++	Ab	RB	
A18	7,478	2	+	Ab	RB	Pb
ESCA						
E01	9,378	1	++	Ab	RB	
E06	9,923	1	++	Ab	RB	
E09	14,520	1	+++	Ab	RB	
E12	42,258	2	+++	Ab	RB	Pb
E13	8,455	1	++	Ab	RB	
E14	19,714	2	+++	Ab	RB	
E18	13,613	1	+++	Ab	RB	

Cuadro 42: (cont.)

Muestra Nº	χ^2	g.l	Nivel de significación	Exceso de:	
E21	23,779	1	+++	Ab	RB
E23	4,182	1	+	Ab	RB
E27	12,470	2	++	Ab	RB
E32	7,182	1	++	Ab	RB
E34	7,300	2	+	Ab	RB Pb
E35	20,481	1	+++	Ab	RB
SALAZAR					
S07	10,63	1	++	Ab	RB
S11	4,888	1	+	Ab	RB

Cuadro 43 : Detalle de las colonias con diferencias significativas entre los valores observados y esperados para los pares de caracteres: presencia/ausencia de bandas y color del peristoma.

Muestra Nº	χ^2 χ^2_1	Nivel de significación	Exceso en:
CILDARES			
C08	15,495	+++	bc y BC
ARAGON			
A01	12,86	+++	bc y BC
A03	37,88	+++	bc y BC
A04	7,795	++	bc y BC
A05	5,644	+	bc y BC
A07	23,952	+++	bc y BC
A08	24,048	+++	bc y BC
A09	6,728	++	bc y BC
A10	6,103	+	bc y BC
A13	8,835	++	bc y BC
A14	4,117	+	bc y BC
A15	8,305	++	bc y BC
A16	4,576	+	bc y BC
A17	18,33	+++	bc y BC
A18	16,826	+++	bc y BC
ESCA			
E01	13,109	+++	bc y BC
E14	4,639	+	bc y BC
E17	7,699	++	bc y BC

.....

Cuadro 43: (cont.)

Muestra Nº	χ^2	Nivel de significación	Exceso de:
E20	10,745	++	bc y BC
E22	36,63	+++	bc y BC
E23	4,24	+	bc y BC
E27	11,14	+++	bc y BC
E30	4,462	+	bc y BC
SALAZAR			
S04	5,098	+	bo y BC
S06	8,005	++	bo y BC

3.3.- LOS FACTORES DE LA DIVERSIDAD.

Son muchos los factores que en las poblaciones naturales intervienen en el paso de una generación a la siguiente y éstos pueden estar influidos por la selección natural, que favorece ciertos fenotipos, o bien, pueden ser sucesos totalmente aleatorios.

3.3.1.- Las fluctuaciones fortuitas.-

Los cambios del efectivo son frecuentemente importantes en Cepaea. WILLIAMSON, CAMERON y CARTER (1977) señalan una población de C. nemoralis cuyo efectivo ha pasado en seis años de 30 a 1400. Tales modificaciones pueden producirse sin transformación aparente del medio o por acciones provocadas por el hombre.

Puesto que el efecto de las fluctuaciones fortuitas es más importante en las poblaciones pequeñas, hemos calculado la densidad de las colonias que figuran en el cuadro 44.

Se observa que C. nemoralis no es especialmente abundante en los valles estudiados, constituyendo colonias cuya densidad es muy inferior a la encontrada en gran parte del área de distribución geográfica e incluso en colonias de la periferia (BANTOCK y PRICE, 1975; RAMOS, sin publicar).

ANDRE (1973) concluye, que la presencia de ésta especie está limitada por temperaturas medias elevadas tanto las anuales como las del mes más cálido, así como por las más bajas del mes más frío y por sequía prolongada. En general el área estudiada experimenta oscilaciones térmicas anuales acusadas y fuerte sequía estival, siendo posiblemente

ésta la causa que limita la abundancia relativa de la especie.

En bosques con vegetación densa, el rango de temperaturas es menor que en áreas de vegetación mas expuesta. En la muestra A01, ubicada en un bosque con bastante humedad freática, la densidad y el tamaño de población, ambos elevados, son posiblemente, reflejo de este régimen de temperaturas menos extremas. Sin embargo, la especie parece tolerar bien las oscilaciones térmicas diarias que se producen en zonas donde las inversiones de temperatura son frecuentes y en estas áreas se presenta con frecuencia medias (E12) siendo mas escasa en otras localidades que no parecen experimentar bajas temperaturas durante la noche.

Con objeto de obtener una aproximación del efecto de las fluctuaciones fortuitas sobre estas colonias, se ha estimado, por medio de la correlación de Pearson, la asociación entre la densidad y el grado de polimorfismo de la concha, considerando el polimorfismo total y los índices parciales para cada uno de los tres loci mayores (color, bandas y peristoma).

Las correlaciones se han efectuado tomando cada valle independientemente y entre todas las poblaciones en conjunto, sin tener en cuenta el valle al que pertenecen. De todas ellas, solo el índice de bandas para el valle del Aragón, muestra una asociación negativa significativa ($r = -0.995$; $p < 0.001$). Es decir, al aumentar la densidad, la cantidad de polimorfismo para este caracter se reduce. Todos los coeficientes de correlación hallados, salvo el de color de concha en Aragón y Esca, tienen signo negativo, aunque ninguno alcanza el nivel de significación de 0.05. Estos resultados son contrarios a lo que cabría esperar bajo la hipótesis de fluctuaciones fortuitas. No obstante, como este proceso se produce normalmente en las poblaciones, los resultados deben ser el reflejo

de otros factores compensatorios.

FALCONER (1977) señala que en todas las poblaciones, excepto en las muy pequeñas, una leve ventaja de un alelo sobre otro, es suficiente para contener el proceso dispersivo antes de que cause una cantidad apreciable de fijación o de diferenciación entre subpoblaciones.

Por otra parte, las colonias, en general, no están totalmente aisladas y una pequeña cantidad de migración podría compensar dicha pérdida de variabilidad.

Para conocer la importancia relativa de la migración o de la selección en relación a las fluctuaciones fortuitas, sería necesario someter a las poblaciones a la influencia de un solo factor. Así, para estimar si la migración es suficiente para reintroducir la diversidad que tiende a desaparecer por deriva, sería necesario asegurarse de que ningún efecto selectivo actúa sobre las poblaciones consideradas, lo cual es imposible en condiciones naturales.

Nos remitimos en este terreno a autores como LAMOTTE (1951) GUERRUCCI (1978), quienes señalan que los intercambios entre colonias no parecen tener mucha importancia sobre la composición fenotípica de la colonia. Los resultados experimentales de OOSTERHOF (1977) indican que solo cuando la densidad aumenta, los individuos se vuelven más activos y presentan mayor tendencia al desplazamiento.

La ausencia de diferencias significativas, y por tanto de asociación entre el tamaño de las poblaciones y la cantidad de variabilidad fenotípica parece que pueden ser atribuidas a una diversidad introducida en las colonias independientemente de su tamaño por la selección diferencial que enmascararía la acción de las fluctuaciones fortuitas.

Cuadro 44: Estimación de la densidad relativa de las colonias.
N, tamaño de población estimado por el índice de
Lincoln modificado por Parr (1968).

Muestra Nº	N	área (m ²)	densidad (por m ²)
C01	84	154	0,545
C04	151	143	1,056
C06	275	125	2,200
C08	149	155,5	0,958
A01	4065	640	6,351
A02	168	425	0,395
A03	397	427	0,929
A04	240	368	0,652
A07	663	550	1,205
A08	322	219	1,470
A09	454	163	2,778
A13	425	440	0,966
A17	217	60	3,616
A18	194	408	0,475
A19	478	660	0,724
E01	115	113	1,017
E03	85	75,5	1,127
E09	80	167	0,479
E12	415	126,6	3,278
E14	273	194	1,407
E17	134	100	1,34

Cuadro 44: (cont.)

Muestra Nº	N	Área (m ²)	densidad (por m ²)
E21	783	184	4,255
E27	155	102	1,519

3.3.2.- Los factores selectivos.-

Las fluctuaciones debidas al azar, no explican la variación de frecuencias observadas, ni en el interior de un mismo valle ni entre valles. Cada caracter presenta un tipo de variación que le es propio y que puede explicar la selección natural diferencial.

La primera interpretación sobre la diversidad de la composición de las poblaciones naturales que se nos presenta, es la de la influencia de factores externos (macroclima, microclima, topografía, naturaleza del suelo, vegetación). Las poblaciones no se encuentran nunca en condiciones ecológicas totalmente idénticas, puesto que pueblan biotopos variados, que pueden ejercer selección diferencial conducente a diversidad de ajustes.

Es cierto que los factores del medio como las temperaturas fluctuantes y las variaciones de la humedad, tienen una significación ecológica evidente pudiendo determinar variaciones en las frecuencias fenotípicas. Sin embargo, la temperatura y la humedad de una estación dependen no solo de su situación geográfica sino también de las características locales, como el tipo de vegetación, naturaleza del suelo y posición topográfica, observándose a veces, que las condiciones registradas en una localidad se apartan de las proporcionadas por la estación meteorológica mas próxima, como es el caso evidente de la muestra A01 y su estación Martillu. Las variaciones en la humedad relativa de dos medios, en apariencia semejantes, situados en sectores geográficos diferentes, son frecuentemente menores que las que pueden existir entre poblaciones más próximas. La insolación, relacionada con factores como la orientación topográfica del valle y vegetación pueden tener influencia no pequeña sobre las variaciones de temperatura y humedad.

Del análisis de los datos meteorológicos se desprende que cuando aumenta la altitud, tres factores climáticos cambian apreciablemente:

- a) El grado de insolación aumenta, aunque depende en gran parte de la estructura del sistema del valle.
- b) La cantidad de precipitación aumenta, aunque puede decrecer de nuevo por encima de cierta altitud (vease Aragón).
- c) La temperatura del aire decrece aproximadamente, un grado cada 200 m, aunque de nuevo depende de la naturaleza del biotopo, etc.

Con estos datos y los que poseemos sobre las características geológicas, topográficas y de vegetación, vamos a proceder al estudio de los factores del polimorfismo en relación con estas variables.

Color de la concha.

En Aragón, la mayor frecuencia de amarillos se registra en la zona intermedia del valle, con temperaturas medias anuales de unos 8°C y pluviosidad de 1000 a 1200 mm. En suelos donde dominan las calizas marinas masivas, la mayor frecuencia se registra en la zona de Castiello, en la parte mas ancha del valle donde las inversiones térmicas son frecuentes por lo que parece estar mejor adaptado que el rosa, a los cambios de temperatura diurna. Los biotopos que ocupa la especie son los de dominio del boj de pequeña talla donde se observan alteraciones por la acción humana. El color rosa parece encontrarse con mayor frecuencia, en biotopos cerrados, tales como bosquetes ó olmedas de las riberas.

En Esca, la especie parece preferir los lugares mas expuestos y una posible prueba de esto es que su frecuencia aumenta en el valle de comunicación con Salazar, donde alcanza un monomorfismo total. En dicho valle, muy abierto con orientación Este-Oeste y por tanto muy fuerte inso-

lación, estas condiciones se acentúan hasta Salazar. No obstante, presenta mayor irregularidad en su repartición, esperando encontrar bajo una hipótesis climática elevadas frecuencias donde sin embargo, no se registran.

ANDRE (1973), indica que "un pH del suelo inferior a 5 le es nefasto" lo que explicaría su baja frecuencia en las zonas mas bajas y mas elevadas con suelos arcillosos, con yesos o pizarras que se acidifican superficialmente (vease capítulo 2.3.1.).

Caldarés presenta en general, frecuencias muy elevadas de este caracter, salvo las dos últimas localidades donde el afloramiento granítico es notorio y en C09 se dan las condiciones de vegetación cerrada en bosque de pinos.

Sistema de bandas.

Este presenta mayores complicaciones, debido a que no se aprecian variaciones a lo largo del valle y las diferencias locales parecen estar en relación con las características particulares de ciertas localizaciones.

Los 00000 parecen en general, presentarse con mayor frecuencia en lugares expuestos, asociados a la presencia de carrascales o vegetación submediterránea muy seca, pero también, su frecuencia es elevada en biotopos de vegetación propia de manantiales o torrentes, o en general junto al agua en dominio del piso montano inferior seco. En estos biotopos, su frecuencia es aún mayor si se consideran los albinos como individuos fenotípicamente sin bandas, pues son especialmente comunes en estos ambientes que se dan, precisamente donde el contenido en carbonato cálcico del suelo es mayor, por lo que es de suponer que ello sea ventajoso para ambos fenotipos.

Los individuos con cinco bandas parecen preferir enclaves con

menores oscilaciones térmicas, y en general biotopos 'resguardados, con alta frecuencia de fusiones en los lugares mas abrigados y sombríos; el boj es un arbusto en el que se encuentran con mayor frecuencia.

Coloración del peristoma.

Este caracter, además de presentar diferencias locales importantes, presenta amplia variación en los distintos sistemas de valles considerados.

Así, parece resultar favorecido por una mayor pluviosidad en Canfranc, junto con temperaturas invernales bajas. Se le encuentra especialmente en la cubeta de inversión térmica de este valle y en la cabecera del mismo, sin que parezca tener relación con el tipo de vegetación o naturaleza del suelo.

En Esca, por el contrario, se le encuentra asociado en la parte intermedia al fenotipo amarillo, aunque las variaciones locales son mayores, y en Caldarés la mayor frecuencia la presenta en EO7, asociado al fenotipo 00000.

3.4.- VARIACION EN EL TAMAÑO DE LA CONCHA.

Durante la toma de muestras, se observaron grandes diferencias en el tamaño de los individuos entre unas y otras localidades, habiéndose encontrado un rango de variación entre 17.47 y 33.69 mm.

Los valores medios del diámetro mayor de la concha y las correspondientes varianzas para cada una de las localidades prospectadas en cada valle figuran en los cuadros 45, 46, 47 y 48.

Como se ha visto, en el Pirineo la altitud varia mucho sobre distancias muy cortas, así pues en orden a conocer la distribución de los distintos tamaños de la concha a lo largo de los valles estudiados, se ha efectuado su representación gráfica en relación a esta variable. En

Cuadro 45: Estimación media de la concha. Valle de
Caldarés.

Muestra Nº	Diámetro medio (mm.)	Varianza
C01	21,02	0,765
C02	21,76	0,827
C03	21,63	0,883
C04	21,91	0,970
C05	21,73	0,963
C06	23,29	1,162
C07	24,29	0,998
C08	23,58	0,885
C09	22,91	0,567

Cuadro 46: Estimación media de la concha. Valle de Aragón.

Muestra Nº	Diámetro medio (mm.)	Varianza
A01	20,44	1,096
A02	23,04	1,061
A03	20,14	0,589
A04	21,72	1,059
A05	22,37	0,865
A06	19,75	1,102
A07	21,51	0,814
A08	20,94	1,082
A09	21,41	0,767
A10	21,97	0,365
A11	20,71	0,721
A12	21,62	1,238
A13	22,68	0,952
A14	22,35	0,537
A15	23,07	1,214
A16	23,99	0,556
A17	23,17	1,769
A18	23,52	0,666
A19	23,05	0,998

Cuadro 47: Estimación media de la concha. Valle de Esca.

Muestra Nº	Diámetro medio (mm.)	Varianza
E01	23,126	1,205
E02	23,130	1,508
E03	23,706	1,079
E08	23,037	1,416
E09	24,505	0,753
E10	26,300	1,345
E11	20,112	1,048
E12	21,037	1,125
E13	22,499	1,254
E14	22,586	0,753
E15	22,582	1,210
E16	22,058	1,254
E17	21,277	1,046
E18	22,008	1,123
E19	22,275	0,885
E20	22,474	1,065
E21	21,603	1,216
E22	21,027	0,722
E23	21,930	1,574
E24	23,777	1,252

.....

Cuadro 47: (cont.)

Muestra Nº	Diámetro medio (mm.)	Varianza
E25	23,208	1,555
E26	23,615	1,141
E27	23,388	1,361
E28	24,180	0,709
E29	25,377	0,889
E30	24,072	1,535
E31	23,722	1,022
E32	23,067	0,561
E33	26,453	0,758
E34	23,067	1,876
E35	26,927	1,083
E36	31,094	1,687

Cuadro 48: Estimación media de la concha. Valle de Salazar.

Muestra Nº	Diámetro medio (mm.)	Varianza
S01	20,61	1,59
S02	23,33	1,26
S03	23,12	0,59
S04	22,54	0,60
S05	22,88	1,06
S06	22,29	1,79
S07	22,61	0,90
S08	22,19	0,81
S09	22,01	1,24
S10	22,94	1,15
S11	23,85	1,61

las figuras 23 y 24, se observa que la talla de las conchas aumenta conforme aumenta la altura.

Con el fin de evaluar la asociación entre estos factores, se ha calculado la correlación entre ellos y los coeficientes así obtenidos son en todos los casos altamente significativos (cuadro 49).

Cuadro 49: Coeficientes de correlación entre el diámetro mayor de la concha y altitud.

+++ $p < 0.001$; ++ $p < 0.01$

	<u>Caldarés</u>	<u>Aragón</u>	<u>Esca</u>	<u>Salazar</u>
r	0.806	0.700	0.728	0.746
p	++	+++	+++	++

Tanto en el valle de Aragón como en el de Caldarés y Salazar los tamaños mas pequeños corresponden a las muestras tomadas a baja altitud, sin embargo, en el valle de Esca, entre 400 y 600 m las conchas adquieren tamaños bastante grandes, de 23 a 26 mm de diámetro, pero a partir de los 600 m se advierte una caída brusca hasta 20 mm, comenzando a partir de aquí un incremento suave en el tamaño al ascender en altitud, como sucede en otros valles,

De otro lado, en la fig. 25, en que estan representados conjuntamente los tres valles, se aprecia que a una misma altura, las conchas en el de Caldarés son menores que en Aragón y éstas a su vez inferiores que las de Esca.

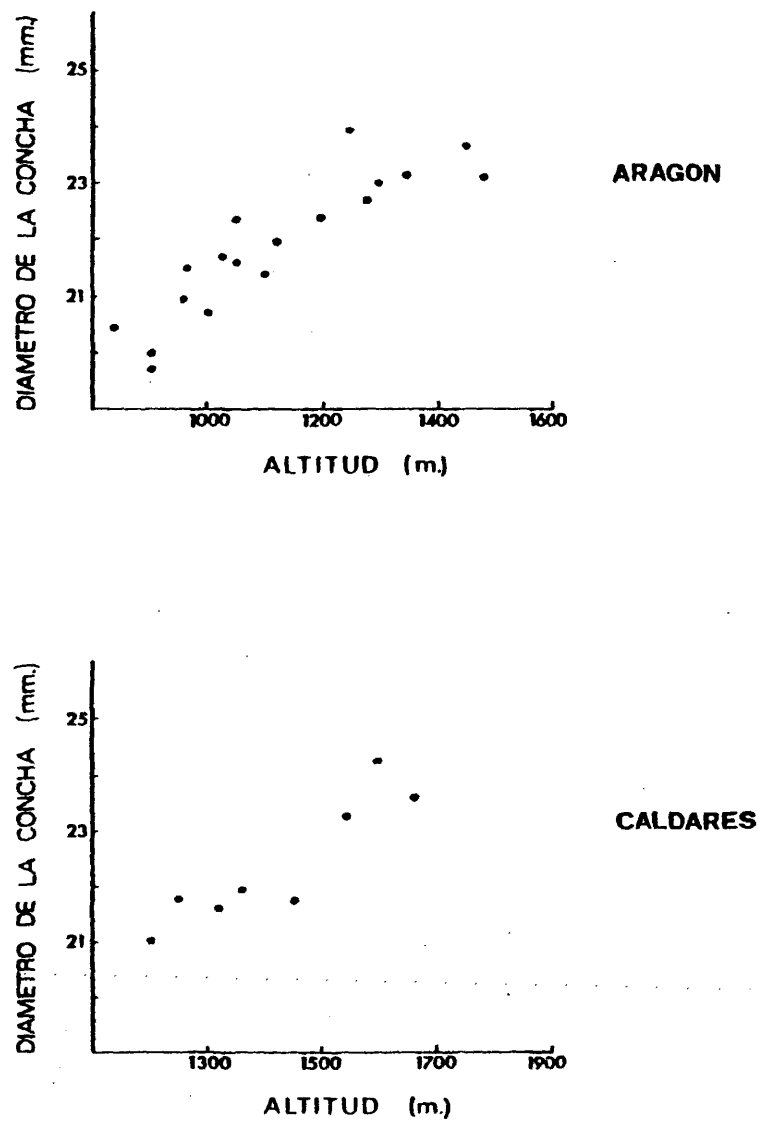


Fig. 23

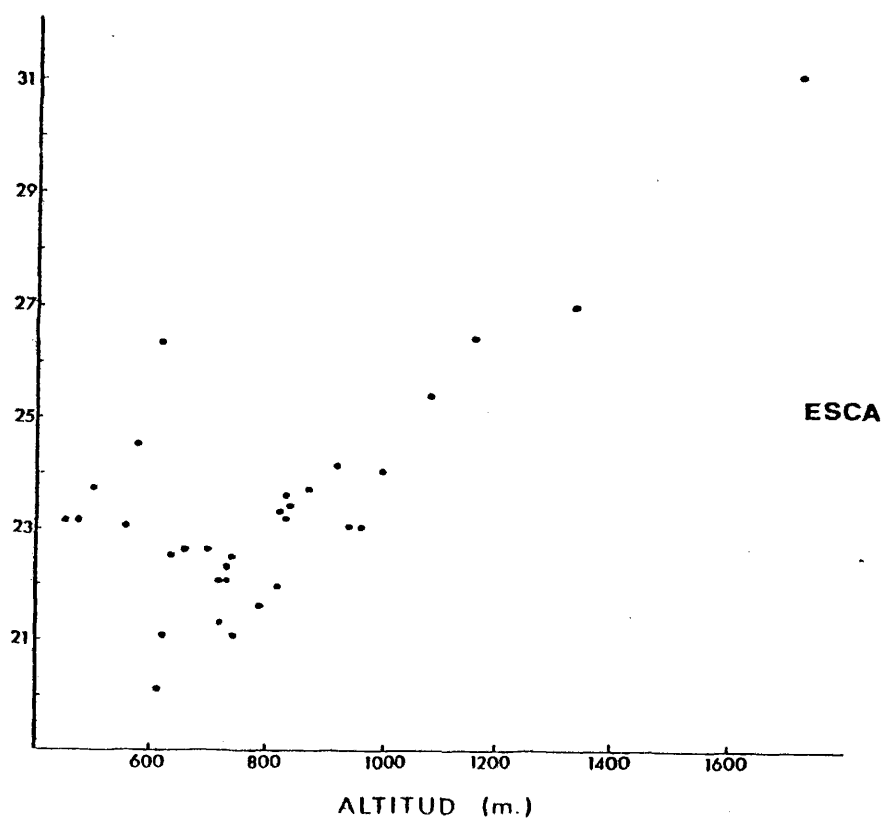
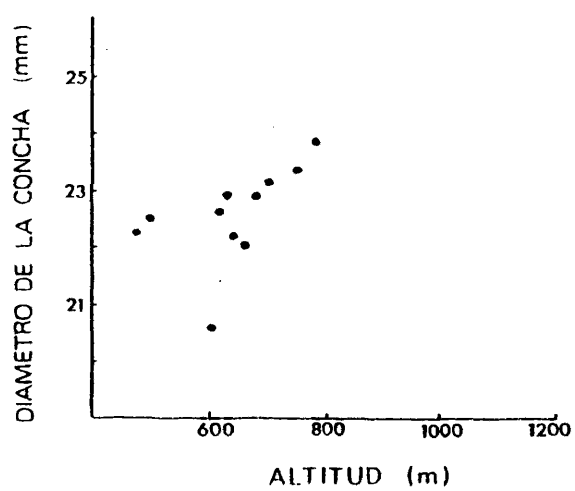
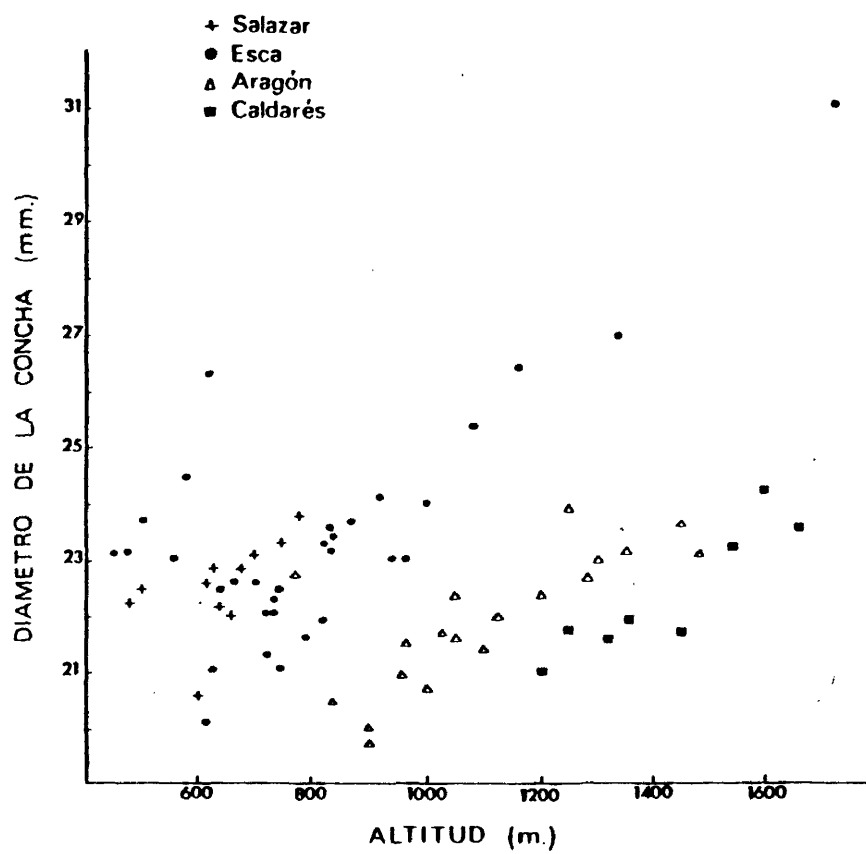


fig. 24



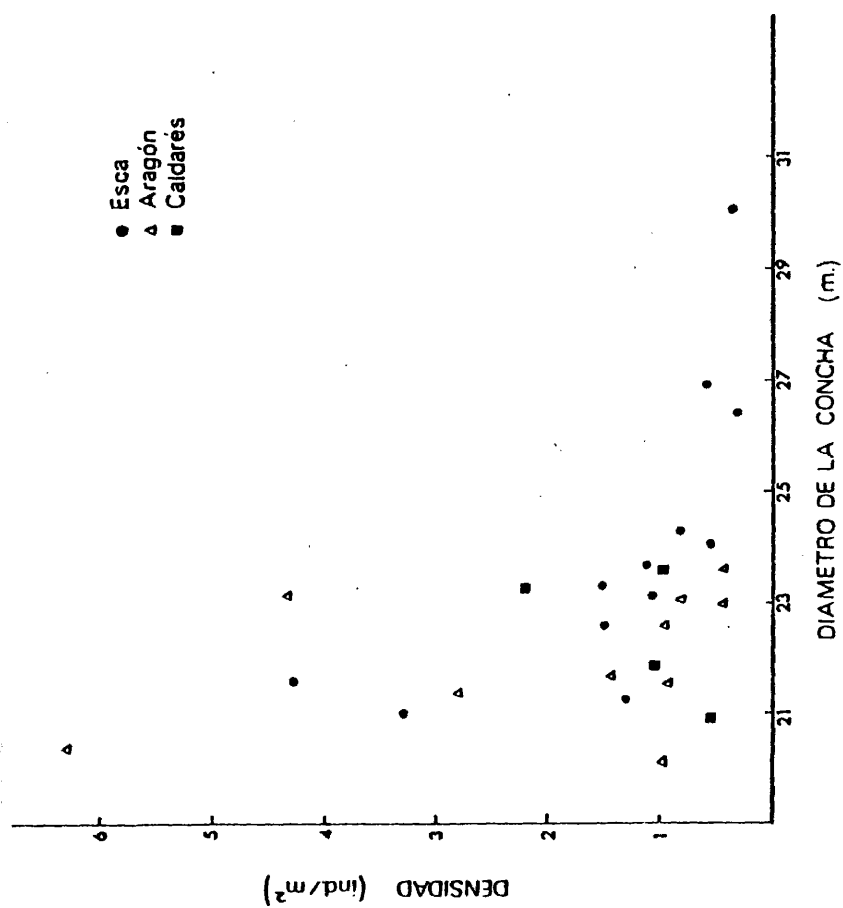


fig. 26

Es decir, el tamaño de las conchas no solo aumenta con factores dependientes de la altitud, sino también de los valles más orientales a los más occidentales.

Las rectas de regresión son prácticamente paralelas y la composición entre las pendientes no ha dado diferencias significativas entre ellas, es decir, aunque el tamaño aumente en función de la longitud la variación con altitud es muy homogénea en los tres valles considerados, lo que demuestra una misma respuesta del tamaño a los factores que varían con la altitud en todos los valles.

Por otra parte en la fig. 26, se observa que además, el tamaño de las conchas varía con la densidad de las colonias y el gráfico obtenido por nosotros es muy similar al elaborado por OOSTERHOF (1977) sobre los datos publicados por WOLDA en 1969.

3.5.- DISCUSION.

3.5.1.- El polimorfismo.-

La hipótesis de la selección climática para tratar de explicar las variaciones en la composición fenotípica de las colonias de C. nemoralis ha sido invocada por diversos autores, fundamentándola en diferencias en la absorción de energía solar entre los diferentes fenotipos que afectan las relaciones térmicas de muchos animales (HEATH, 1975). Ello puede tener un efecto selectivo importante, puesto que la especie vive fundamentalmente a temperaturas próximas a su límite letal. Varios experimentos de laboratorio han sido llevados a cabo para demostrar diferencias

en la razón de supervivencia entre los morfos, en condiciones extremas de temperatura (BOETTGER, 1954; LAMOTTE, 1959).

Las observaciones realizadas en la naturaleza, también apoyan esta hipótesis. CAIN, CAMERON y PARKIN (1969), mostraron que los amarillos sin bandas son mas abundantes en cubetas de inversión térmica. CAMERON (1969b) observa que en el fondo de ciertos valles de Inglaterra, con temperaturas mas frias, los individuos amarillos sin bandas disminuyen con la altitud. Asimismo, BANTOCK y NOBLE (1973), notaron disminución con la altitud del caracter sin bandas, relacionándolo con un aumento de la pluviosidad y la temperatura hacia las partes mas elevadas. JONES, LEITH y RAWLINGS (1977) solo han observado individuos con peristoma coloreado en los lugares más secos.

Estas observaciones inducen a atribuir a los individuos sin bandas, y sobre todo a los amarillos, mayor resistencia tanto a elevadas como muy bajas temperaturas, y mejor tolerancia a la sequia. Las investigaciones pioneras de LAMOTTE (1959, 1966), apoyan estos resultados.

CAIN (1971) muestra que los individuos sin bandas hallados en poblaciones fósiles estan asociados a un clima más calido y seco. Por otra parte, los individuos con cinco bandas son mas frecuentes en climas cálidos y moderados (CAMERON y COOK, 1971).

El fenotipo pardo, parece caracterizar los biotopos fríos y húmedos (CAIN, 1968, 1971; CAMERON, CARTER y HAYNES, 1973; BANTOCK, 1974) encontrándosese generalmente en el fondo de los valles (CAIN y CURREY, 1963; CARTER, 1968).

Los peristomas blancos no han sido observados mas que en lugares muy húmedos, lo que coincide con nuestros resultados (COOK y PEAKE, 1960; CLARKE, DIVER y MURRAY, 1968; CAMERON, 1969c) y LAMOTTE (1972) en los Pirineos.

Diversos autores han realizado experimentos de laboratorio con el fin de establecer en qué forma los factores climáticos y en particular la temperatura, afectan a los distintos fenotipos, sometiendo a altas y bajas temperaturas y estimando así, la resistencia de los distintos morfos (BOETTGER, 1954; LAMOTTE, 1966; SELDMAIR, 1956 y otros). Las condiciones experimentales se apartan notablemente de las condiciones naturales, por lo que los resultados no son totalmente concluyentes.

La hipótesis de la selección por el clima mantenida por estos autores y los que han trabajado en el Pirineo Oriental, y en especial ARNOLD (1968), puede ser aplicada a nuestros propios resultados si se considera cada sistema de valle individualmente. Aún así, como se puede comprobar con un estudio más profundo de las características no solo climáticas, sino también topográficas, geológicas y de la naturaleza de la vegetación, el clima no es el único factor que en los valles del Pirineo Occidental parecen afectar la composición fenotípica de las colonias sino el conjunto de factores mencionados.

La variación del color de la concha y del sistema de bandas, difiere sensiblemente en las muestras de bosquetes u olmedas de las áreas más expuestas, por tener una frecuencia elevada de rosas con bandas frecuentemente fusionadas. Esta diferencia es similar a la que LAMOTTE (1966) describe como efecto de la selección climática, con altas frecuencias de rosas con bandas en los hábitats más umbríos.

No obstante, para ninguno de los caracteres se ha observado variación clinal con la altitud, como cabría esperar de una influencia de los cambios climáticos, sino a variaciones locales que en cada valle pudieran en parte, ser explicadas por el juego de factores geológicos y climáticos, tomando la vegetación un papel importante.

Las diferencias halladas entre los distintos valles estudiados por ARNOLD (1968), CAMERON, CARTER y HAYNES (1973) y JONES e IRWING (1975) en el Pirineo Oriental, junto con las encontradas por nosotros entre esta región y la Occidental, así como, las variaciones entre los valles por nosotros estudiados, sugiere la posible intervención de factores diferentes de los expuestos.

Tal podría ser, que los diferentes grupos de poblaciones de C. nemoralis fundadas por individuos portadores de diferentes complejos génicos, hayan respondido de forma distinta a presiones de selección similares.

Ambas explicaciones no son mutuamente excluyentes y se asemejan a la situación de los llamados efectos de área enunciados por CAIN y CURREY (1963) y comprobados por diversos autores (GOODHART, 1963; CAIN y CURREY, 1964; CLARKE, 1966).

Como ARNOLD (1968), señala, la vertiente sur de los Pirineos en donde se aprecian estas variaciones, está sujeta a un régimen climático muy distinto al de la vertiente norte, ya que en aquella se dan lluvias estacionales intensas, altas temperaturas estivales e intensa insola- ción. Tal tipo de clima provoca diferencias microclimáticas entre locali- dades que difieren en su topografía y cobertura vegetal.

Según se señaló anteriormente, existen diferencias climáticas entre valles no solo en un eje Este-Oeste al ir aumentando la influencia atlántica, sino también debidas a la propia estructura del valle. Por tanto no es sorprendente encontrar considerables diferencias en las frecuencias de morfos en los distintos valles, aun cuando se consideran zonas semejantes.

Recíprocamente, la comparación de las frecuencias de morfos en los cuatro valles, y en especial Aragón y Ebro, (por ser los mas similares)

apoyan la conclusión de que las distintas poblaciones han respondido diferentemente a similares presiones de selección.

Si se tienen en cuenta no solo las variaciones de los genes independientemente, sino las que se producen en las asociaciones entre pares de caracteres, es necesario considerar las interacciones epistáticas (LEWONTIN, 1974). En el caso de Cepaea, CLARKE (1968) ha sugerido que los efectos de segundo orden, asociados con la interacción de los genes mayores que controlan el polimorfismo de la concha con otros loci polimórficos que segregan en la población, pueden ejercer un efecto sobre las frecuencias de los morfos. Tales interacciones pueden ser el resultado de la restricción temporal del tamaño de la población (HILL y ROBERTSON, 1968) o de divergencia evolutiva de poblaciones adyacentes que puede ser acelerada por restricción del flujo de genes (CLARKE, 1966). Un desequilibrio de ligamiento entre los loci que controlan la variación de los caracteres de la concha y de otros loci sujetos a selección, (que pueden variar de población a población), pueden entonces, modificar u oscurecer cualquier efecto selectivo del ambiente que actúa sobre los loci mayores del polimorfismo de la concha.

La selección natural no actúa sobre un locus determinado, sino sobre el conjunto del fenotipo y por tanto del genotipo. LEWONTIN (1974) señala que frecuentemente es difícil diferenciar efectos selectivos sobre un solo locus, de los que actúan sobre otro locus o combinaciones de loci que son ventajosos para la población.

Un fenómeno de esta naturaleza se encuentra en Brosophila robusta; muchas poblaciones de esta especie muestran fuerte desequilibrio de ligamiento entre dos inversiones en el mismo cromosoma y la dirección del desequilibrio varía entre poblaciones (LEVITAN, 1961).

C. nemoralis presenta una fuerte diferenciación microgeográfica de la frecuencia de algunos caracteres y de asociaciones entre los mismos. Al comparar distintos valles se observa que varía la asociación de la frecuencia de algunos morfos con el ambiente.

Es posible que un efecto del tipo encontrado en D. robusta esté actuando en Cepaea en el Pirineo, de forma que se produzca una interacción entre el supergen que controla el polimorfismo de la concha con otro locus o loci que responda a la selección climática de forma diferente de uno a otro sistema de valle, dando lugar a asociaciones de la frecuencia de determinados morfos con la topografía, clima y naturaleza del suelo en un valle determinado pero que dicha relación desaparece al considerar el comportamiento de un mismo morfo en diferentes valles.

3.5.2.-El tamaño de la concha.-

Nuestros resultados sobre la relación entre densidad de las colonias son semejantes a los obtenidos por OOSTERHOFF en Holanda, WILLIAMSON, CAMERON y CARTER (1976) y KNIGHTS (1979) en Inglaterra, lo que demuestra que la relación entre ambos parámetros, no es un hecho aislado, sino que de forma general el tamaño de la concha parece depender de factores a su vez dependientes de la densidad.

Esto queda apoyado por los resultados experimentales de OOSTERHOFF (1977) quien observó que cuando los individuos juveniles se desarrollan a bajas densidades su crecimiento es más rápido y WOLDA (1969) encontró una correlación positiva entre velocidad de desarrollo y tamaño, es decir, el desarrollo más rápido que tiene lugar a bajas densidades, resulta en un mayor diámetro de la concha.

La densidad de las colonias, no parece estar en relación con la topografía y por tanto la asociación diámetro-densidad, no explica las variaciones geográficas del tamaño antes descritas.

En territorios montañosos, la altitud es un factor que afecta profundamente a las condiciones climáticas locales, y por tanto, la cline en tamaño debe en última instancia estar condicionada por variables del clima.

Los resultados experimentales de COOK y O'DONNALD (1971), apuntan hacia una selección en favor de los individuos de mayor tamaño. Ellos señalan que tal vez el factor limitante sea las bajas temperaturas durante el periodo de invernada.

En este mismo sentido podrían interpretarse nuestros resultados, puesto que los tamaños mas grandes los hemos encontrado en el Pirineo en las zonas a mayor altitud y que por tanto tienen temperaturas medias en general más bajas, y mucho mas durante el invierno puesto que la nieve cubre antes las alturas y durante mas tiempo.

Pensamos que no es solo éste un factor importante, sino que probablemente las grandes fluctuaciones de temperatura sean favorables a los individuos mas pequeños, de forma que en condiciones de temperatura mas homogénea como la que se registra en el laboratorio, resulten beneficiados los individuos de mayor tamaño como sucedía en el experimento de COOK. Nosotros tambien hemos observado en cajas de población en el laboratorio mayor supervivencia de los moluscos mas grandes.

Así en la naturaleza, el tamaño de los individuos sería mayor en regiones con clima suave y régimen de temperaturas más moderado, con menores oscilaciones térmicas como el clima oceánico y menor en zonas con clima continental, en que los inviernos son más frios y los veranos más

mas calurosos, con máximas y mínimas mensuales más extremas.

Esta hipótesis vendría a ser confirmada por el gran tamaño de Cepaea en la cordillera Cantábrica y daría explicación no solo a la cline con altitud, puesto que las zonas mas bajas en estos valles pirenaicos tienen un clima más continental, sino a la variación de oriente a occidente ya que la influencia oceánica aumenta en este sentido. Los tamaños mayores se registran en los valles de Belagua y Belabarce en la región norte del Esca, que como se había señalado previamente recibe mayor influencia cantábrica.

No obstante cabría esperar que los mismos factores selectivos fueran responsables, no solo de la variación entre poblaciones, sino tambien de la encontrada a nivel intrapoblacional.

Sin embargo, esta última no puede ser explicada en base al clima, dado que seria ilógico pensar que las condiciones climáticas varíen mucho dentro del área restringida ocupada por una colonia, y las diferencias encontradas por nosotros, se refieren a caracoles recogidos en un área reducida.

Pensamos que dicha variación sea debida a efecto de densidad, pues los individuos no se reparten al azar en el hábitat ocupado por la colonia sino que ciertos biotopos parecen ser preferidos en cada localidad, manifestando una selección activa, en los que se registra la mayor abundancia de individuos.

Es posible que exista selección para un tamaño óptimo en cada colonia debido a un balance de factores que tienden a aumentar las dimensiones con otros que tienden a disminuirlas.

176

IV.- ANALISIS CITOGENETICO

4.1.-MITOSIS.

4.1.1.-Número, tamaño y forma de los cromosomas.

BOVERI (1890) es quien por primera vez estudia citológicamente la especie G. nemoralis concluyendo que el número haploide de sus cromosomas sería de $n=24$; KLEINERT (1909) confirma este número y BLATZER (1913) observa espermatocitos con 28 y 29 bivalentes. FERROT (1938) encuentra que el complemento cromosómico de la especie consta de 22 pares de cromosomas, siendo uno mucho más largo que los demás y metacéntrico.

Este número es confirmado por BANTOCK (1972) quien clasifica los cromosomas en tres grupos: un par largo metacéntrico constituye el grupo A, otro metacéntrico más pequeño, el grupo B, y 20 pares de cromosomas pequeños forman el grupo C.

Recientemente, PAGE (1978) ha propuesto tres categorías distintas: una primera compuesta por el grupo A,B y 2 pares de cromosomas metacéntricos del C, una segunda comprendería dos pares de los cromosomas más grandes submetacéntricos del C y un tercer grupo formado por los otros 16 pares.

Nosotros, en tanto que no sea posible un análisis más fino de los cromosomas, seguiremos la clasificación de BANTOCK (Lam. I a y b) puesto que su utilidad es mayor, con fines de trabajo; además no todos los cromosomas del grupo C son identificables de unas metafases a otras y la dificultad aumenta si se consideran las fases meióticas.

Se ha medido la longitud del par A,B y el mayor y menor del grupo C en 100 células, posteriormente se midieron cinco cariotipos completos. En cada uno de ellos, se halló el tanto por ciento que cada cromosoma representa en longitud, respecto de la longitud total del complemento haploide, es decir, su longitud relativa.

Esta medida relativa, ha resultado muy semejante para cada pareja cromosómica concreta en cada uno de los cariotipos medidos.

El cuadro 50 representa el valor medio de los 5 cariotipos.

Observando dicho cuadro, se puede apreciar que el par A es metacéntrico grande, con un índice centromérico 1.106, su longitud es aproximadamente de 10 μ m lo cual representa un tanto por ciento medio de 14.66 de dotación haploide.

El par B de tamaño medio (4.4 μ m) y también metacéntrico, presenta un índice centromérico de 1.184 y una longitud relativa del 6.29%.

En el grupo C, compuesto por cromosomas pequeños cuyos tamaños oscilan entre 3.51 μ m y 1.71 μ m, todos metacéntricos o submetacéntricos, son fácilmente identificables los tres primeros pares cuyos índices centroméricos son 1.28, 1.78 y 1.77 respectivamente y representan cada uno una longitud relativa del 4.8, 4.98 y 4.70% respecto del complemento haploide y en conjunto un 18% del grupo C.

4.1.2.-Estudio del proceso mitótico.

Durante la profase el centrómero se mantiene isopionótico con el resto de la cromatina, las cromátidas comienzan a verse individualizadas y es visible el nucleolo como una vesícula muy debilmente teñida (Lam. II a) asociada siempre con un par de cromosomas que por su tamaño debe corresponder con el segundo o tercer par del grupo C, aunque nunca se han observado satélites durante la metafase.

Los cromosomas continúan condensándose (Lam. II b) hasta que, alcanzada su máxima contraacción en metafase, es posible observar detalles estructurales en los mismos (Lam. II c). Es de destacar el hecho de que nunca se han encontrado cromosomas supernumerarios.

La segregación anafásica comienza con la división longitudinal

del centrómero (Lam. II d) de forma que las dos subunidades centroméricas arrastran a las dos cromátidas respectivas a cada polo del huso acromático. Durante la separación y tal vez por razones mecánicas, las cromátidas más largas del grupo A se sitúan siempre en la periferia. Los dos grupos anafásicos continúan su emigración hasta constituir dos grupos telofásicos (Lam. IIIa).

En ningún caso en que el material había sido bien fijado se han registrado anomalías durante el proceso de separación.

4.2.-MEIOSIS.

Durante los primeros estadios premeióticos, el material cromosómico adopta la forma típica de material interfásico, pudiéndose reconocer con facilidad el nucleolo asociado con dos condensaciones de material con piconosis positiva (Lam. IIIb).

Según avanza el proceso meiótico, el nucleolo crece en tamaño y comienzan a verse las primeras fibras condensadas de los futuros bivalentes.

En leptotene se ven aún las fibras sencillas aunque algunas comienzan a verse por pares (Lam. IIIc).

Conforme se inicia el proceso del apareamiento, los cromosomas se orientan polarizados, con sus extremos agrupados en un punto de la membrana nuclear, probablemente correspondiente al centriolo (JOHN y LEWIS, 1965) en una ordenación en "bouquet" (Lam. IIId). Cuando el tejido no ha sido muy alterado por la técnica de aplastamiento, se aprecia que las células en sigotene, se orientan a su vez con el polo del bouquet hacia la luz del cisto (Lam. IIIe). Durante toda esta fase, la sinapsis parece ser completa.

La ordenación en bouquet, se pierde poco a poco, por el proce-

so de contracción de los cromosomas y en el paquitene se ven todas las fibras dobles, con apariencia granular debido a los cromómeros (Lam. IIIIf).

Por el progresivo incremento del volumen nuclear y el acortamiento de los cromosomas, se va haciendo posible reconocer a los bivalentes individualizados. Se observa la presencia del nucleolo y la estructura del bivalente organizador nucleolar (BON) con un bloque heteropionótico positivo en la región en contacto con el nucleolo y otros dos más pequeños cerca de uno de los telómeros. Se puede ver asimismo, que el nucleolo no guarda relación con ningún otro bivalente (Lam. IVa).

En los ovotestes de individuos juveniles se pueden ya observar todas las fases meióticas descritas hasta el momento, pero ninguna más avanzada. Parece que a partir de paquitene los bivalentes entran en un estado difuso (Lam. IVb) en el que permanecerán hasta alcanzada la madurez sexual en la primavera del segundo o tercer año de vida, en el que de nuevo comienzan a hacerse visibles los bivalentes, siendo el primero en individualizarse el bivalente que organiza el nucleolo (Lam. IVc).

Ya en el léptotene se pueden reconocer todas y cada uno de los distintos bivalentes como unidades separadas y es en esta etapa, después de haberse realizado el intercambio de material cromosómico, cuando comienzan a separarse los homólogos de cada bivalente, permaneciendo unidos únicamente por los quiasmas como expresión citológica del entrecruzamiento que ha tenido lugar (Lam. IVd).

La frecuencia de quiasmas para las distintas poblaciones se establece según grupos, considerando el C como un grupo homogéneo dada la dificultad de identificar los distintos bivalentes de unas células a otras.

La estimación del número de quiasmas por bivalente se hizo en estadíos diploténicos finales, si bien en algunos individuos que presentan dificultad para el análisis citológico hubo necesidad de hacer el recuento

en diacinesis. No se han encontrado diferencias entre la frecuencia de quiasmas en diplotene y diacinesis y la terminalización parece ser bastante tardía, por lo menos en lo que se refiere al grupo A.

El número de quiasmas por bivalente parece estar relacionado con la longitud del mismo, así los bivalentes de los grupos B y C presentan generalmente un solo quiasma. En un 9% de las células se han observado anillos en estos grupos y solo en dos ocasiones entre aproximadamente 20.000 células analizadas se ha visto que el bivalente del grupo B presenta tres quiasmas (Lam. IVd). Los resultados se recogen en el cuadro 51.

El bivalente del grupo A presenta un número de quiasmas que varía de 1 a 8. BANTOCK (1972) había observado la formación de hasta 6 quiasmas. Nosotros hemos encontrado un bivalente presentando 8 y ninguno con 7 quiasmas, lo que da idea de la baja frecuencia de números tan elevados. De hecho lo más frecuente es la formación de 1, 2 ó 3 quiasmas aunque varía de unas colonias a otras.

La lámina V muestra los distintos números observados de quiasmas en el bivalente A y las configuraciones que éste adopta.

Se observa que cuando el bivalente A tiene un solo quiasma, éste está localizado en posición muy cerca del centrómero, aunque por el momento dado que este es isopionótico no es posible precisar en qué brazo se localiza.

Si presenta dos quiasmas, el segundo es generalmente subterminal ó terminal, aparentemente también localizado con muy ligeras variaciones. En los casos en que aparecen dos quiasmas proximales, al parecer ninguno de estos corresponde en posición a la del quiasma único intersticial. A partir de dos quiasmas, estos se reparten uniformemente a lo largo del bivalente.

Este único quiasma; además de asegurar la recombinación, aseguraría la ordenada repartición de los homólogos en Anafase I, previniendo contra la total repulsión en diacinesis.

El bivalente del grupo B parece también tener su quiasma muy próximo al centrómero, probablemente también localizado. En cuanto al grupo C, es difícil una diagnosis, dada la imposibilidad de identificar cada bivalente a excepción del BON que habitualmente se presenta bajo la misma configuración (Lam. VIa).

PRICE (1974) señala una técnica de incubación con urea con la que consigue poner de manifiesto una banda clara en el bivalente A. Sin embargo, con la técnica habitual empleada por nosotros es posible visualizar esta región heteropionótica negativa en este bivalente desde diplo-tene hasta metafase I (Lam. VIb). Podría pensarse que se trata de una constricción terciaria puesta de manifiesto por el hecho de haber almacenado los ejemplares hasta su disección y posterior fijación a bajas temperaturas, sin embargo, muestras examinadas recién recogidas del campo, también muestran dicha región, que por otra parte, nunca se ha observado en mitosis ni metafase II.

Pudiera tratarse de una región que conviene preservar del entrecruzamiento dado que no se han registrado quiasmas a este nivel (Lam. VII) O bien una zona especialmente lábil puesto que en ocasiones el fragmento queda alejado del cromosoma. Sin embargo, no se han detectado deleciones ni fragmentos en la segregación anafásica donde por otra parte, no se observa ya dicha banda.

La banda clara varía en longitud, no es visible en todos los bivalentes A aún de un mismo individuo e incluso a veces se visualiza con diferente extensión en cada uno de los homólogos del bivalente.

Ya se ha señalado que el centrómero es isopionótico en diplo-
tene y diacinesis, por tanto esta banda como ya señala PRICE (1975) re-
sulta ser una buena marca para el análisis de la posición de quiasmas pues-
to que la tasa de recombinación no sólo depende del número de quiasmas,
sino también de la posición de los mismos. Así se ha comprobado que en
efecto el quiasma único en posición proximal del bivalente A es localiza-
do guardando siempre la misma distancia respecto de la banda (Lam. VII).

La duración de la fase diplo-tena es relativamente breve, no
sucede así con la diacinesis (Lam. VIc) donde se patentiza totalmente la
separación de cada uno de los bivalentes, que comienzan a disponerse en la
placa ecuatorial (Lam. VIId)

La separación afecta mucho más rápidamente a los pares más cor-
tos, llegando incluso a verse bivalentes totalmente resueltos en metafase
I (Lam. VIIId).

De nuevo cuando el tejido no ha sido en exceso alterado por
el aplastamiento puede verse la disposición ordenada de las células meta-
fásicas de cada cito y observarse que el uso acromático se forma perpen-
dicular al eje del cito (Lam. VIIId).

Alcanzado este punto se inicia la separación de cada bivalen-
te con las nuevas combinaciones génicas adquiridas después del intercambio
(Lam. VIIId).

Esta división es por tanto, reduccional excepto para aquellos
segmentos entrecruzados.

Después de un periodo muy rápido de intermeiosis los cromosomas
reaparecen en la profase II con la misma morfología que adquirieron durante
la anafase I (Lam. VIIId), esta fase es también muy breve y los cromosomas
llegan rápidamente a metafase II donde cada uno se presenta con sus cromá-

tidas muy separadas y unidas únicamente a nivel centromérico (Lam. VIIIc). Los cromosomas se orientan en la placa ecuatorial y comienza la separación de las cromátidas hermanas a cada polo (Lam. VIIIe). Dicha división es pues, ecuacional.

Todo este proceso meiótico, conduce a la formación de cuatro productos ó nucleos espermáticos todos viables. Parece que la desaparición de las fibras del huso es tardía, comenzando la citocinesis antes de su total desaparición (Lam. IXa).

En los núcleos telofásicos así formados, se inicia la desespiralización del ADN adquiriendo el material nuclear cierta laxitud (Lam. IXb). Las células formadas (espermátidas) de forma circular, comienzan el proceso de espermiogénesis (Lam. IXc,d y e).

Las espermátidas van tomando una forma oval a medida que el material se va condensando a partir del campo centriolar y adquiriendo progresivamente forma lamelar. El centriolo que posteriormente originará el flagelo se va haciendo mas patente según la célula se alarga. Este alargamiento se agudiza llegando a alcanzar formas filamentosas y disponiéndose en paquetes todos los espermatozoides resultantes de la división de una misma espermatogonia.

Cuadro 50: Longitud relativa de los cromosomas de la especie
Cepaea nemoralis.

GRUPO C					
	Par A	Par B	Par C ₁	Par C ₂	Par C ₃
	Total del grupo				
\bar{L}	5,344	2,374	1,879	2,249	2,09
\bar{S}	4,831	2,005	1,465	1,261	1,178
\bar{C}	10,175	4,379	3,344	3,51	3,187
R	1,106	1,184	1,282	1,783	1,774
%	14,66	6,29	4,80	4,98	4,706
					109,084

Cuadro 51 : Frecuencia de células con anillos para los grupos B y C y su significación entre poblaciones. Total de células observadas por población = 200.

Muestra Nº	NUMERO DE CELULAS				% células con bivalente C en anillo
	Grupo B 2q	3q	1 anillo	Grupo C 2 anillos 3 anillos	
C01	4	-	13	-	6,5
C04	13	-	28	1	14,5
C06	2	-	12	-	6,5
C08	6	-	11	1	6
A01	5	-	9	-	4,5
A02	9	-	10	-	5
A03	11	-	17	-	8,5
A04	6	-	20	-	10
A07	11	-	19	-	9,5
A08	12	-	15	1	8
A09	10	-	13	1	7
A13	13	-	20	-	10
A17	7	-	18	-	9
A18	11	-	16	-	8
A19	11	-	15	2	8,5

Quadro 51 : (cont.)

Muestra Nº	NUMERO DE CELULAS					% células con bivalente C en anillo
	Grupo B 2q	3q	1 anillo	2 anillos	3 anillos	
E01	13	1	35	7	5	23,5
E03	6	-	14	2	-	8
E12	13	-	13	2	-	7,5
E14	11	-	15	2	-	9,5
E17	12	-	29	5	1	17,5
E21	13	-	24	2	-	13
E27	-	-	13	-	-	6,5

188

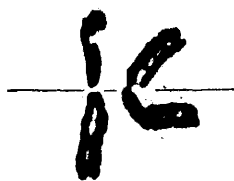
Lámina I

a. Cariotipo.

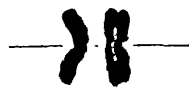
b. Metafase espermatogonial.

La barra equivale a 5 μ m.

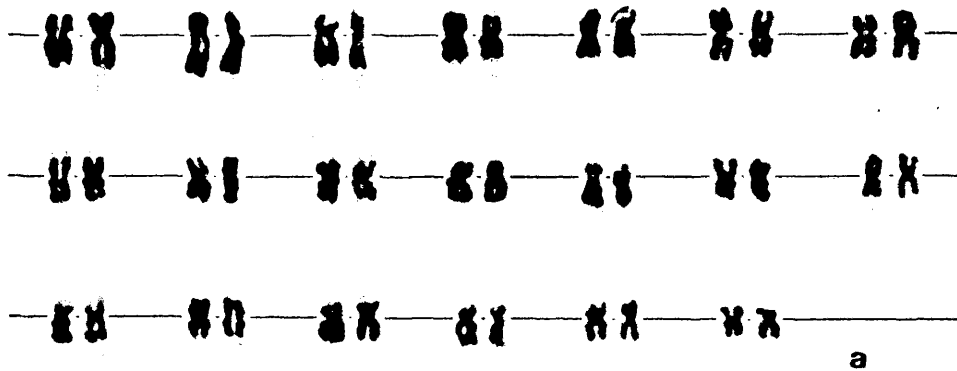
A



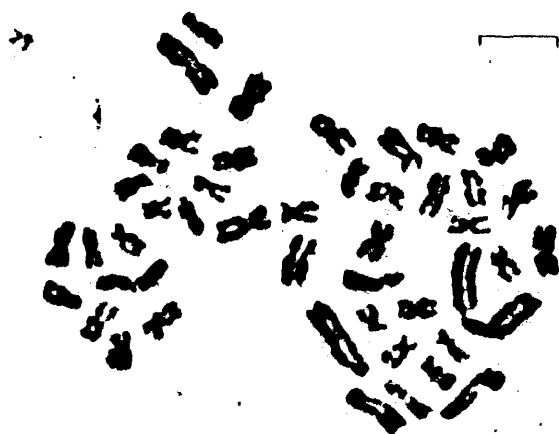
B



C



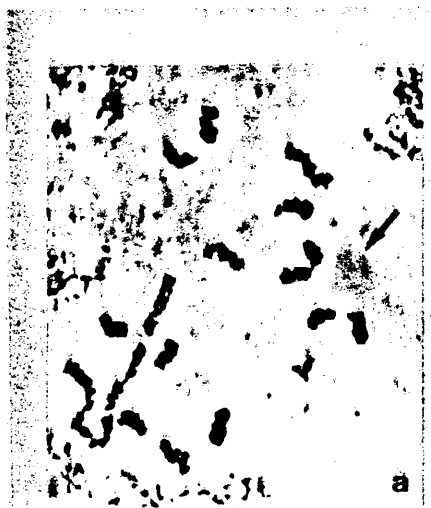
a



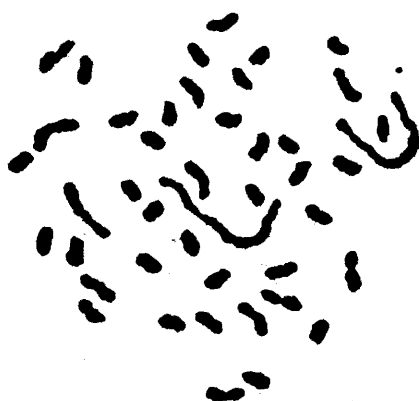
b

Lámina II

- a. Profase espermatogonial: la flecha señala el nucleolo, al cual están unidos el par de cromosomas organizadores nucleolares.
 - b. Premetáfase espermatogonial.
 - c. Metáfase espermatogonial.
 - d. Comienzo de la anafase espermatogonial.
- La barra equivale a 5 μ m.



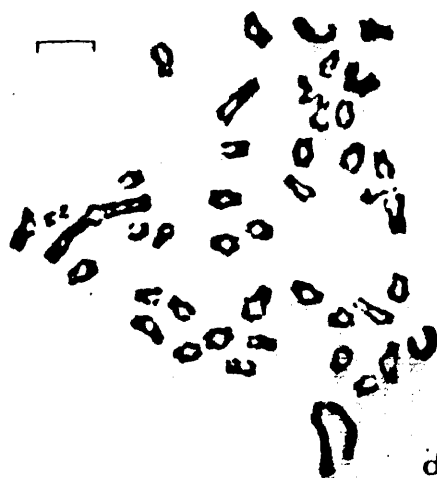
a



b



c



d

Lámina III

- a. Telofase espermatogonial.
- b. Preleptotene: la flecha señala el nucleolo.
- c. Leptotene.
- d. Zigotene.
- e. Cisto de células en zigotene. Nótese que la región polar de las mismas está orientada hacia la luz del cisto.
- f. Paquitene: la flecha señala el bivalente organizador nucleolar (BON).

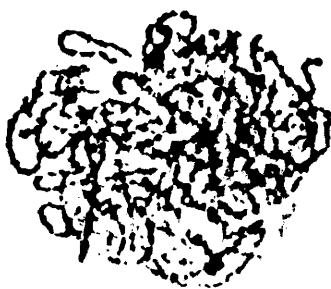
La barra equivale a 6,25 μm en a; a 5 μm en b, c, d y f; y a 12,5 μm en e.



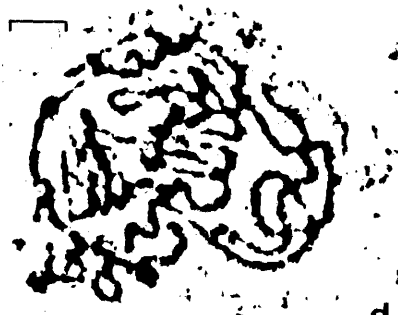
a



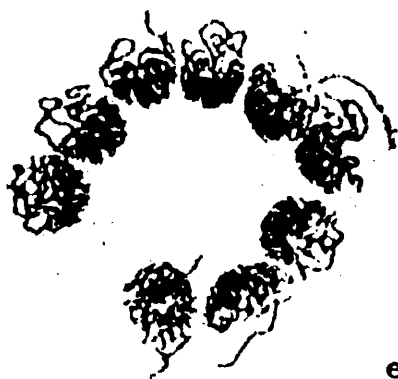
b



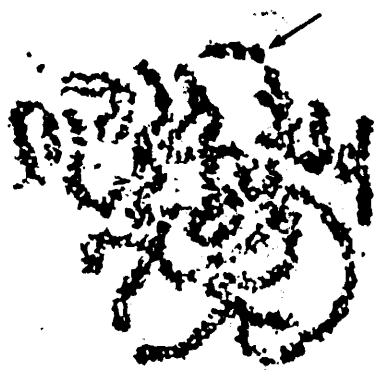
c



d



e



f

Lámina IV

- a. Paquitene: la flecha señala el nucleolo adosado al bivalente organizador nucleolar (BON).
- b. Estado difuso.
- c. Diplotene temprano: la flecha señala el BON.
- d. Diplotene: la flecha señala al bivalente del grupo B, el cual presenta tres quiasmas.

La barra equivale a 5 μm en a, b y d; y a 6,25 μm en c.

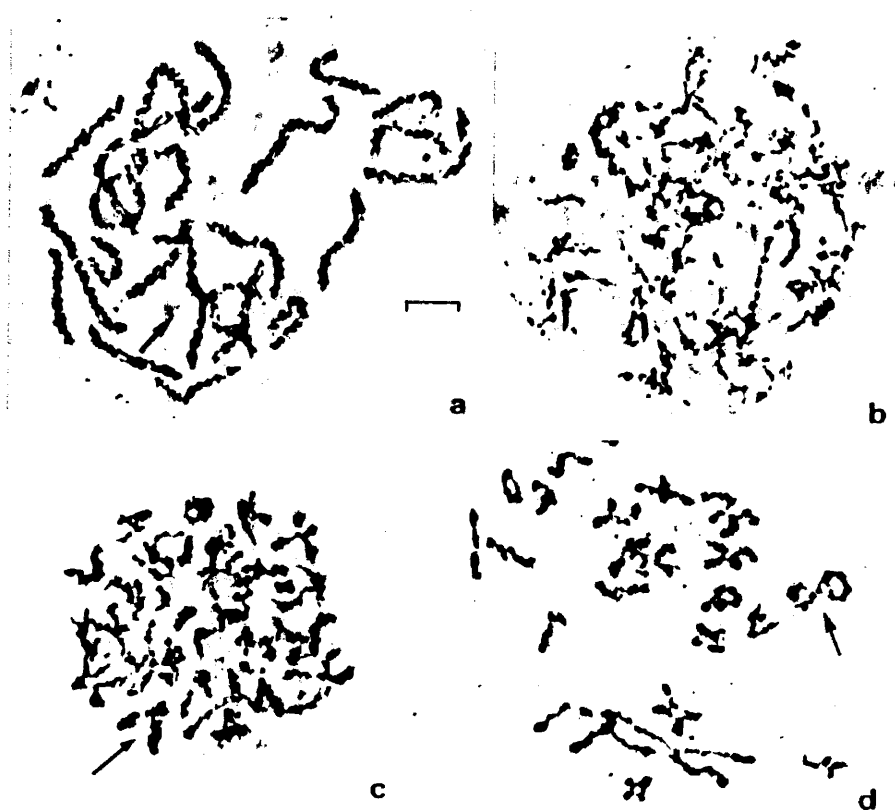


Lámina V

Configuraciones del bivalente A respecto al número y la posición de los quiasmas.

- a. Bivalente con un quiasma.
- b. Idem con dos.
- c. Idem con tres.
- d. Idem con cuatro.
- e. Idem con cinco.
- f. Idem con seis.
- g. Idem con ocho.

La barra equivale a 5 μ m.

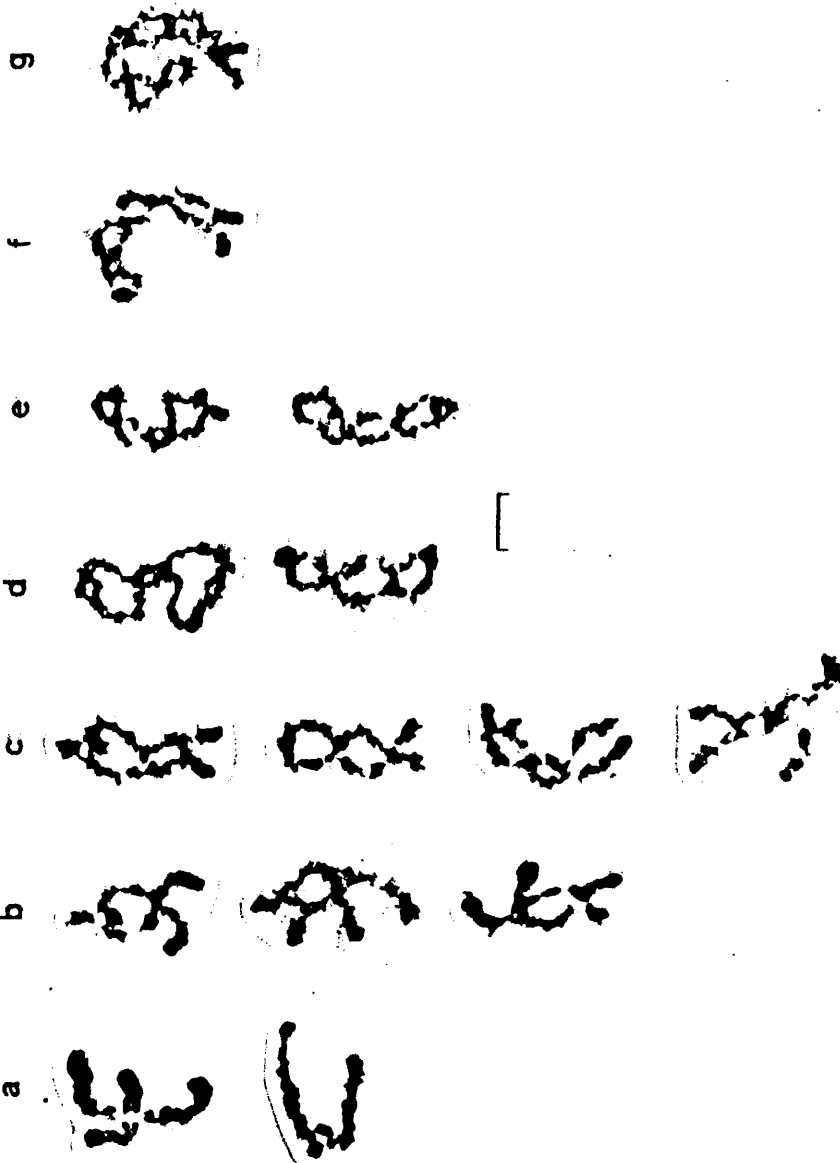
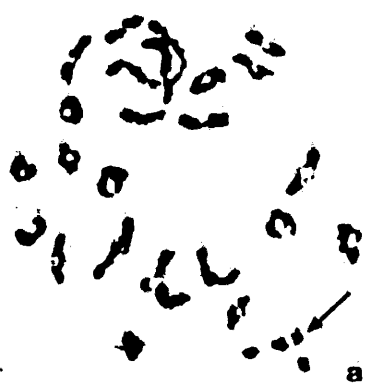


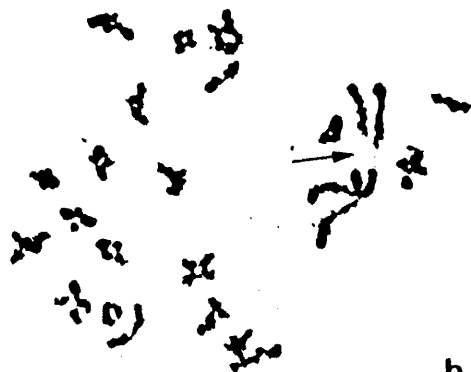
Lámina VI

- a. Diacinesis: la flecha señala el bivalente organizador nucleolar (BON).
- b. Diacinesis: la flecha señala la banda clara del bivalente A; nótese que el bivalente B presenta dos quiasmas.
- c. Premetáfase: es de destacar la formación de un solo un quiasma en todos los bivalentes.
- d. Metáfase I en vista polar.

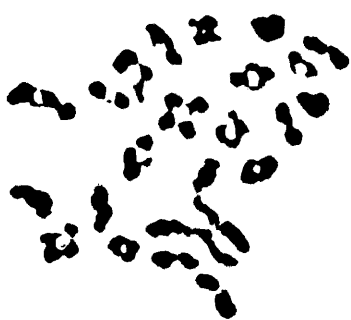
La barra equivale a 5 μ m.



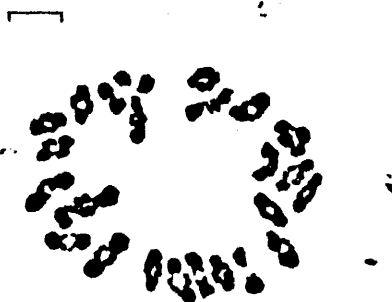
a



b.



c



d

Lámina VII

Diversos aspectos de la región heteropionótica negativa (banda clara) del bivalente A.

a-d. Diplotene.

e-j. Diacinesis.

k. Metafase I.

La barra equivale a 4 μ m.

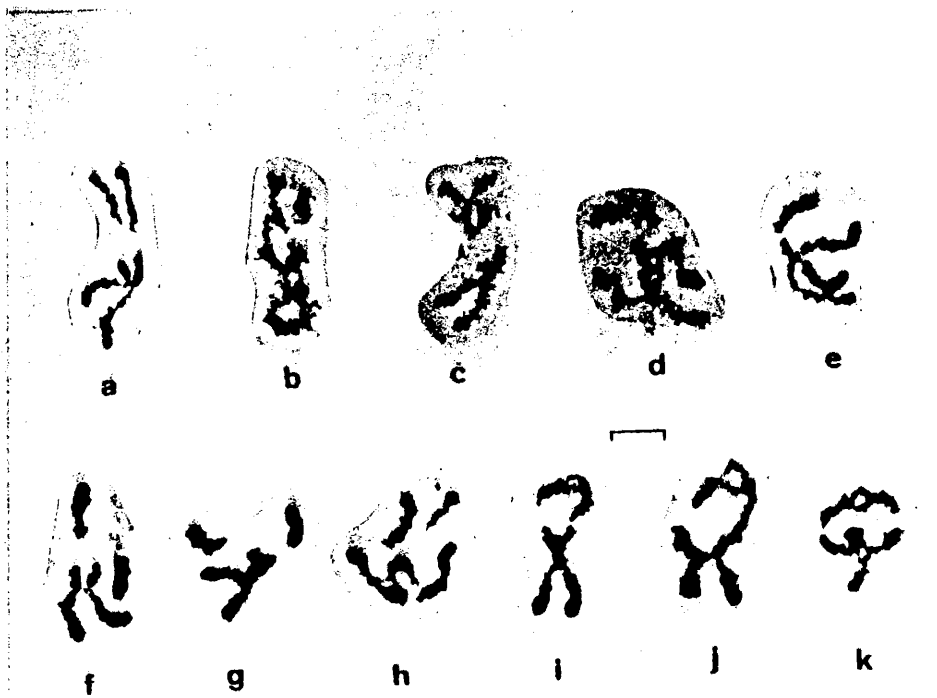
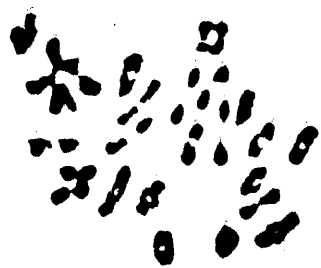


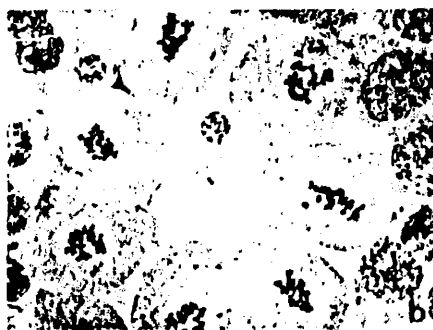
Lámina VIII

- a. Comienzo de anafase I.
- b. Cisto de células en anafase I.
- c-d. Anafase I.
- e. Metafase II.
- f. Anafase II.

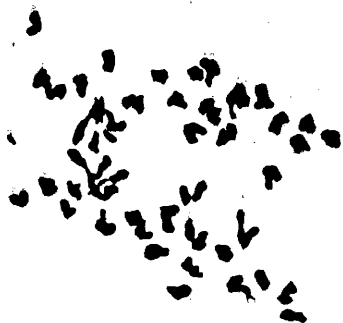
La barra equivale a 5 μm en a, d, e y f; a 22,7 μm en b; y a 6,25 μm en c.



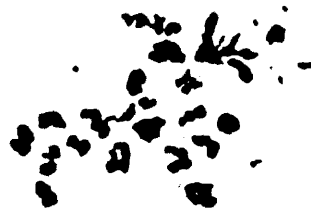
a



b



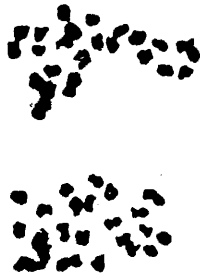
c



d



e



f

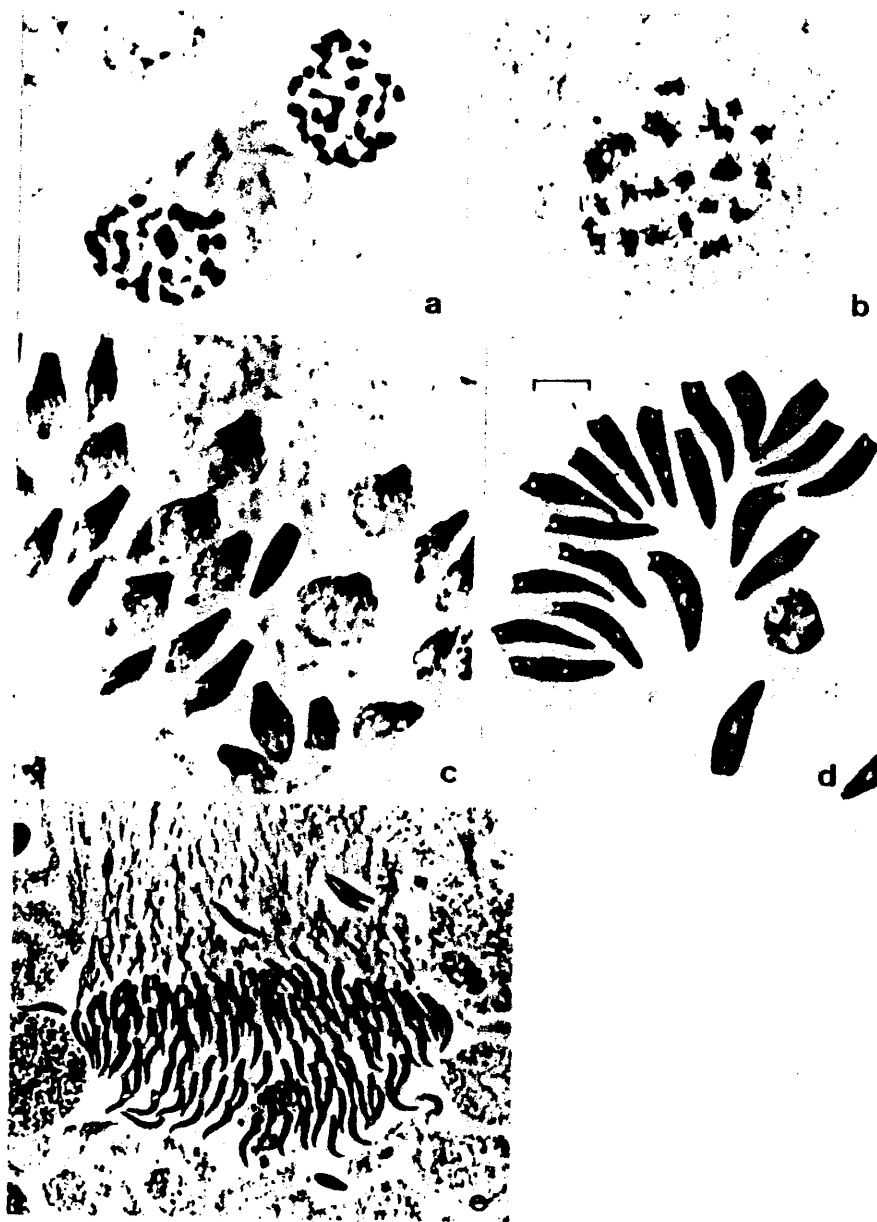
Lámina IX

a. Telofase II.

b. Telofase II avanzada.

c-e. Diversas fases de la espermiogénesis.

La barra equivale a 5 μ m en a y b; a 6,25 μ m en c y d; y a 15,6 μ m en e.



4.3.-ANÁLISIS DE LA FRECUENCIA Y VARIACIÓN DE QUIASMAS.

4.3.1.-Resultados.-

La actividad meiótica no tiene lugar al mismo tiempo en todas las colonias estudiadas sino que depende del momento en que los individuos de cada localidad reemprenden su actividad vital, que es a su vez función de las condiciones climáticas que les afectan.

Esta actividad no es simultánea ni siquiera entre los individuos de una misma colonia y es fácil en los que la meiosis aún no ha comenzado, individuos en los que está en pleno desarrollo y otros cuyo ovotestes solo contiene espermatozoides y algunas células en la segunda división meiótica.

Los datos sobre frecuencia de quiasmas están reflejados en el cuadro 52 .

La columna de la derecha muestra los números absolutos de Bivalentes de los grupos B y C que presentan dos quiasmas. Estos valores están referidos a un total de 4200 bivalentes por muestra, ya que para estos grupos solo se han analizado 10 individuos y 20 células en cada uno de ellos, dada su escasa variación. Como puede observarse la mayoría de ellos tienen un solo quiasma. La frecuencia más elevada se registra en la muestra E01 (78 bivalentes con dos quiasmas) y representa solamente el 1.8% del total.

Para el bivalente A la frecuencia media de quiasmas toma prácticamente todos los valores comprendidos entre 1.455 y 2.192 siendo la diferencia entre ellos altamente significativa ($t = 6.966$; $p < 0.001$). Esta oscilación sensiblemente inferior a la encontrada por PRICE (1974) (1.661 y 2.250) y PRICE y BANTOCK (1975) que hallaron un rango de variación entre 1.550 y 2.506 en Brandon Hills (Inglaterra). Sin embargo, el número de bivalentes B y C con dos quiasmas es ligeramente superior al

encontrado por estos autores, habiéndose observado diferencias significativas en Caldarés ($\chi^2_3 = 20.166$; $p < 0.001$) y en Esca ($\chi^2_8 = 81.56$; $p < 0.001$) pero no en Aragón.

Gabría pues esperar, que éstas variaciones en el número de anillos en los bivalentes B y C estuviera asociada con la variación observada en el bivalente A, de forma que al aumentar la frecuencia de quiasmas en A aumentase en el resto de los bivalentes. Esta relación solo se ha observado en Esca ($r = 0.897$; $p < 0.01$).

PRICE Y BANTOCK (1975) encontraron una correlación negativa elevada entre la densidad de las colonias y la frecuencia de quiasmas en el bivalente A. Con el fin de comprobar si esta relación es extensible a las colonias por nosotros estudiadas en el Pirineo, se ha efectuado la correlación entre estos dos parámetros. El coeficiente de PEARSON hallado $r = 0.05$, no es en absoluto significativo.

Dadas las grandes diferencias ecológicas entre poblaciones de C. nemoralis en el área de estudio, es posible que la variación de la frecuencia de quiasmas responda a factores distintos de la densidad.

Calculando los correspondientes coeficientes de correlación se ha observado que no existe relación entre la frecuencia de quiasmas y el índice de polimorfismo de la concha, tanto el general como los parciales, hallados para color, bandas y peristoma; ni tampoco con la orientación en un eje Este - Oeste de los valles. Sin embargo, la correlación es negativa y altamente significativa con la altitud ($r = -0.781$; $p < 0.001$) así como entre éstas y la varianza media entre células dentro del individuo ($r = -0.742$; $p < 0.001$) aunque es posible que éste sea un efecto de segundo orden debido a su variación con la frecuencia media de quiasmas.

El siguiente cuadro muestra los coeficientes de correlación

entre estas variables para cada valle.

Cuadro 53: Coeficiente de correlación (r) entre altitud y frecuencia media de quiasmas y varianza entre células.

	Altitud		
	Caldarés	Aragón	Esca
Grados de libertad	3	10	6
\bar{X}_Q	- 0.922 ns	- 0.933 +++	- 0.985 +
\bar{V}	- 0.938 ns	- 0.686 +	- 0.762 +

Salvo dicha variación relacionada con la altitud, no se ha encontrado relación con ningún otro factor ni con el tipo de biotopo. Colonias muy similares en frecuencia de quiasmas ocupan biotopos muy diferentes, como en el caso de E17 y E21.

4.3.2.- Discusión.-

Los resultados muestran que no existe en el área de estudio correlación negativa entre densidad de población y la frecuencia de quiasmas como la hallada por BANTOCK y PRICE (1975).

Realmente, las densidades halladas por nosotros, muestran menos diferencias entre colonias, y ésta mayor homogeneidad puede enmascarar la posible correlación.

Sin embargo, nuestros resultados se asemejan más a los obtenidos por PRICE (1975a) en *C. hortensis* y como éste autor señala, puesto que el sistema de cruzamiento es similar en las dos especies, la correlación encontrada en *C. nemoralis* puede ser efecto de segundo orden

debido a la mayor homocigosis y por tanto mayor homología entre los cromosomas que se produce en poblaciones pequeñas.

Desafortunadamente, se conoce muy poco la medida en que los niveles de recombinación genética y heterocigosis estructural están relacionadas con el sistema de cruzamiento de las poblaciones naturales (JOHN, 1965).

Pero sí, en efecto, el fenómeno que apunta PRICE fuera operativo en el área bajo estudio, las frecuencias de quiasmas por nosotros halladas deberían haber sido aún más elevadas que las obtenidas por él, puesto que la densidad de nuestras colonias es bastante inferior actuando otros factores que mantienen la estabilidad y compensan los efectos del tamaño reducido de las colonias.

Se ha observado correlación negativa con la altitud, que se manifiesta tanto al considerar las colonias en conjunto, sin tener en cuenta el valle al que pertenecen, como en cada sistema de valle. Esto indica que la variación de la frecuencia de quiasmas está afectada por factores a su vez dependientes de la altitud.

En diversas especies en las que se han encontrado cromosomas B, se ha observado que su presencia está en relación directa con la frecuencia de quiasmas (SHAW, 1971a,b). En Myrmecotettix maculatus, el nivel de cromosomas B asociado con la frecuencia de quiasmas está negativamente correlacionado con la altitud, observándose mayor frecuencia a mayor altitud, junto con unas condiciones más cálidas y secas (BARKER, 1960). HEWITT y JOHN (1967), sugieren que bajo estas condiciones ambientales óptimas para la especie, existen producción de nuevos y experimentales genotipos. Lo contrario sucede en *Drosophila*, (FLOUGH, 1917), siendo la frecuencia de quiasmas mínima a temperatura óptima para la cría. SHAW (1971a), observó también, efectos de la temperatura sobre la frecuencia de quiasmas

de Schistocerca y Stethophyma aunque el patrón de variación no es constante y la respuesta distinta entre los diferentes individuos.

Si un efecto semejante de la temperatura se produce en Cepaea asociado con la altitud, desde luego la influencia se manifiesta de forma homogénea entre los individuos de una misma localidad, ya que las varianzas entre ellos son muy bajas.

No se conoce el fñimo vital de C.nemorialis pero es posible que la elevada frecuencia de quiasmas, así como la de la varianza entre células, constituyan una respuesta a las altas temperaturas que se registran a menor altitud, y explicarían las frecuencias más bajas observadas en el área de estudio en relación con las halladas por BANTOCK y PRICE (1975).

Se mencionó en el capítulo 2.6.2., que en siete de las colonias se analizaron 10 individuos en 1976 y otros 10 en 1977; los primeros directamente y los segundos mantenidos entre 20 y 30 días en cajas de población en el laboratorio hasta su disección y por lo tanto expuestos a las mismas condiciones ambientales. Ya que la temperatura era uniforme en todas las muestras, cabría esperar que encontráramos frecuencias más similares en todas ellas; sin embargo, no se ha observado variación significativa ni en la frecuencia de quiasmas ni en la varianza respecto a los primeros 10 individuos, como se observa en el cuadro 54. Cabe objetar que el efecto de la temperatura sobre el control genético de la frecuencia de quiasmas se hubiera producido bajo las condiciones naturales (puesto que se observan en el ovotestes algunas células en el paquitene), sin que las del laboratorio hayan tenido efecto alguno.

Cuadro 54: Comparaciones en frecuencia de quiasmas de \bar{x}_Q y en la varian-
za media entre células \bar{v} entre individuos de una misma colonia
expuestos durante el tiempo de meiosis a distintos regímenes
de temperatura.

	A02	A07	A09	A13	A18	E14	E17
\bar{x}_{Q1}	1.885	1.824	1.675	1.625	1.509	1.929	1.854
\bar{x}_{Q2}	1.965	1.804	1.700	1.624	1.516	1.892	1.834
t	0.065 NS	0.139 NS	0.373 NS	0.02 NS	0.107 NS	0.086 NS	0.192NS
\bar{v}_1	0.524	0.499	0.393	0.497	0.376	0.551	0.507
\bar{v}_2	0.512	0.628	0.412	0.541	0.440	0.635	0.563
F	1.023 NS	1.259 NS	1.048 NS	1.089 NS	1.171 NS	1.153 NS	1.111NS

No se tienen datos acerca de la heredabilidad de la frecuen-
cia de quiasmas, aunque tanto nuestros propios resultados como los de PRI-
OE (1974, 1975a) dan idea sobre su estabilidad entre años sucesivos. Es
posible que si la temperatura es el factor responsable de la variabilidad,
su efecto se ejerza sobre los procesos celulares y enzimáticos que actúan
sobre el control genético de la frecuencia de quiasmas.

FISHER (1930) señala, en el caso de dos loci ligados polimór-
ficos, que si ciertas combinaciones gaméticas son ventajosas, entonces
la selección natural actúa favoreciendo cualquier mecanismo que inhiba el
entrecruzamiento entre estos loci. Por extrapolación se llegaría así, a
la formación de grandes bloques de genes coadaptados entre los cuales la

recombinación sería desfavorable, y por último el genotipo constituiría un gran grupo de ligamiento con ausencia total de recombinación. Esto, sin embargo, choca con el hecho de la frecuencia de quiasmas relativamente alta, que se presenta en muchas especies.

TURNER (1967a y b) en un modelo matemático, muestra cómo la selección natural puede favorecer en ciertos casos la disminución más que el aumento de ligamiento. LEWONTIN (1974) demuestra que en un ambiente uniforme, la restricción de la recombinación incrementa la "fitness" de la población y claramente ésta ha sido preservada en la evolución debido a que los ambientes no son uniformes en el espacio ni en el tiempo (WHITE, 1973).

Se presenta así, la recombinación como un compromiso que aumenta o disminuye la variabilidad genética dentro de las poblaciones como respuesta a las alteraciones en la naturaleza del ambiente (DASLINGTON, 1958).

C. nemoralis, como ya se ha comentado, es una especie que ocupa biotopos en general, muy alterados por la acción antropozógena. En los valles pirenaicos dicha alteración se intensifica hacia las zonas más bajas donde es mayor la concentración de comunidades rurales, mientras en las alturas, los biotopos se presentan más estables.

Esto, junto con el planteamiento teórico anteriormente expuesto, y la correlación negativa que se presenta con la altitud, apuntaría hacia un papel adaptativo de la variación de la frecuencia de quiasmas de forma que en las colonias que en las zonas más elevadas ocupan ambientes más uniformes y estables, la menor frecuencia de quiasmas aumentaría la "fitness" de la población, mientras el compromiso "fitness" plasticidad

estaría inclinado hacia ésta última en las colonias situadas a menor altitud, donde las condiciones climáticas favorecen la disponibilidad de un mayor número de biotopos colonizables y fácilmente alterados por la acción humana, con un incremento en la frecuencia de quiasmas. Esto da origen a un mayor número de ordenaciones cromosómicas diferentes, acumulándose en las poblaciones mecanismos que compensan el lastre genético debido al aumento de la variabilidad.

Como era de esperar, no se ha observado relación entre frecuencia de quiasmas y su varianza con el polimorfismo para los genes mayores, que gobiernan el polimorfismo de la concha, por estar involucrados en un grupo de ligamento entre los que la frecuencia de recombinación es en extremo baja.

Por último, el número de bivalentes B y C en anillo, no parece estar en relación con las variaciones del bivalente A, por lo que es posible que el control genético sea diferente para los distintos grupos, de forma que sea o no adaptativa, la variación en el bivalente A, en los bivalentes C, donde generalmente se produce un solo quiasma, parece que su función es principalmente mecánica, asegurando su normal segregación en la anafase I.

Cuadro 52 : Datos citogenéticos. \bar{X}_q = frecuencia media de quiasmas.
 S^2 = varianza entre individuos. \bar{V} = varianza media entre
 células. Los datos son referidos al estudio de 20 indivi-
 duos por muestra y 40 células por individuo. El total de
 bivalentes B y C estudiados es 4.200.

Muestra Nº	\bar{X}_q	Bivalente A S^2	\bar{V}	Bivalentes B y C con 2 quiasmas
CO1	1,906	0,025	0,478	17
CO4	1,751	0,036	0,475	43
CO6	1,534	0,016	0,399	17
CO8	1,594	0,04	0,369	19
AO1	1,757	0,038	0,443	14
AO2	1,981	0,025	0,659	19
AO3	1,925	0,043	0,518	28
AO4	1,729	0,035	0,464	26
AO7	1,816	0,113	0,564	30
AO8	1,727	0,028	0,516	29
AO9	1,675	0,019	0,402	25
A13	1,624	0,012	0,519	33
A17	1,585	0,019	0,435	25
A18	1,516	0,019	0,408	27
A19	1,455	0,019	0,383	30
EO1	2,192	0,093	0,724	78
EO3	1,817	0,016	0,521	24
E12	1,911	0,037	0,593	30
E14	1,775	0,015	0,531	30

Cuadro 52 : (cont.)

Muestra Nº	\bar{x}_q	Bivalentes A s^2	V	Bivalentes B y C con 2 quiasmas
E17	1,863	0,033	0,535	54
E21	1,842	0,059	0,545	41
E27	1,647	0,038	0,389	13

RESUMEN Y CONCLUSIONES

Del estudio de las muestras tomadas en cuatro valles de la vertiente meridional del Pirineo occidental se deduce que:

- 1.- Los caracteres peristoma blanco, albinismo y punctata, presentan frecuencias muy superiores a las halladas en el resto del área de distribución de la especie, incluso en la región del Pirineo oriental.
- 2.- El grado de polimorfismo no tiene relación con la densidad de las colonias. La cantidad de variabilidad fenotípica puede ser atribuida a la diversidad introducida en las colonias, independientemente de su tamaño, por la selección diferencial, la cual enmascara la acción de las fluctuaciones fortuitas.
- 3.- No existe variación clinal para ningún carácter con la altitud, como cabría esperar de una influencia directa de factores selectivos climáticos.
- 4.- La variación en la composición fenotípica de las colonias con la topografía, clima, naturaleza del suelo y vegetación parece tener consistencia a nivel local dentro de cada sistema de valle, pero con considerables diferencias entre valles.
- 5.- Las diferencias en la distribución de frecuencias entre los distin-

tos valles podría ser debido a que los diferentes grupos de poblaciones fundadas por individuos portadores de diferentes complejos génicos hayan respondido de forma distinta a presiones selectivas similares, ó bien a interacciones epistáticas entre el supergén que controla el polimorfismo de la concha con otros loci que respondan a la selección climática de forma diferente de uno a otro sistema de valle o bien por el azar.

6.- El tamaño mayor de la concha está favorecido por condiciones climáticas moderadas, pero sobre todo por oscilaciones térmicas no muy acusadas, aún con temperaturas invernales frías. Se confirma para estas poblaciones la relación de este carácter con la densidad.

7.- El número de quiasmas observado en el bivalente A llega a ser de ocho, siendo más frecuente la formación de uno, dos ó tres quiasmas, con variación entre colonias. Los bivalentes de los grupos B y C presentan generalmente un solo quiasma.

8.- No se ha observado relación entre la frecuencia de quiasmas y la densidad de las colonias, como la hallada por Price y Bantook (1975). Tampoco, con el polimorfismo de la concha, preservándose así el supergén de la recombinación.

9.- La asociación negativa de la frecuencia de quiasmas con la altitud, como la observada en C. hortensia por Price (1975), puede ser el resultado de un proceso adaptativo, de forma que en las colonias que habitan los medios más uniformes y estables situados a mayor altitud, la eficiencia biológica inmediata es mayor, ó bien que la temperatura inoide

sobre los procesos celulares y enzimáticos que actúan sobre el control genético de la frecuencia de quiasmas y por tanto sobre la eficiencia meiótica. Esta hipótesis vendría respaldada por la localización de algunos quiasmas.

10.- Los bivalentes de los grupos B y C de una parte y el A de otra, parecen estar bajo diferente control genético, puesto que un incremento en la frecuencia de quiasmas en A no va asociado a un aumento en los bivalentes de los grupos B y C.

244 6

VI.- BIBLIOGRAFIA

- ALLEN, J. A. 1974. Further evidence for apostatic selection by wild passerine birds: training experiments. *Heredity*, 33: 361-372.
- ALLUE, J. J. 1966. Subregiones fitoclimáticas de España. Madrid: ed. M. de Agricultura.
- ANDRE, J. 1973. Recherches écologiques sur les populations de Cepaea nemoralis L. du Languedoc et du Roussillon. Tesis doctoral, Univ. Perpignan.
- ARNOLD, R. W. 1968. Studies on Cepaea. VII. Climatic selection in Cepaea nemoralis (L.) in the Pyrenees. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., B*, 253: 549-593.
- 1969. The effects of selection by climate on the land-snail Cepaea nemoralis (L.). *Evolution*, 23: 370-378.
- 1971. Cepaea nemoralis on the East Sussex South Downs, and the nature of area effects. *Heredity*, 26: 277-298.
- BLATZER, F. 1913. En Makino, S. 1951. Chromosome numbers in animals. Ames: Iowa St. Coll. Press.
- BANTOCK, C. R. 1971. Cepaea spp. in Somerset, England. Clines and chromosomes. Colloque Cepaea. Paris, 1-2.
- 1972. Localization of chiasmata in Cepaea nemoralis (L.). *Heredity*, 29: 213-221.
- 1974. Experimental evidence for non-visual selection in Cepaea nemoralis. *Heredity*, 33: 409-412.
- NOBLE, K. 1973. Variation with altitude and habitat in Cepaea hortensis (Mill.). *Zool. J. Linn. Soc.*, 53: 237-252.
- PRICE, D. J. 1975. Marginal populations of C. nemoralis (L.) on Brendon Hills, England. I. Ecology and ecogenetics. *Evolution*, 29: 267-277.
- BARKER, J. E. 1960. Variation of chiasma frequency in and between natural

populations of Acrididae. Heredity, 14: 211-214.

BOETTGER, C. R. 1931. Die Entstehung von Populationen mit bestimmtes Variantenzahl bei den Landschnekegattung Cepaea. Zeit. ind. Abst. Vererb., 58: 295-316.

——— 1954. Zur Frage der Verteilung bestimmter Varianten bei der Landschnekegattung Cepaea. Held. Biol. Zentralbl., 73: 318-333.

BOVERI, T. H. 1890. En Makino, S. 1951. Chromosome numbers in animals. Ames: Iowa St. Coll. Press.

BROCKMEIER, H. 1888. Zur Fortpflanzung von H. nemoralis und H. hortensis in Gefangenschaft. Nachrichtenblatt deuts. Malacozool. Gesellsch., 20.

CAIN, A. J. 1968. Studies on Cepaea. V. Sand-dune populations of Cepaea nemoralis (L.). Phil. Trans. R. Soc. Lond., B, 253: 499-517.

——— 1971. Color and banding morphs in subfossil samples of the snail Cepaea. Ecological genetics and evolution. R. Creed ed., Oxford: Blackwell. pp. 119-134.

——— CAMERON, R. A. D., PARKIN, D. T. 1969. Ecology and variation of some helioid snails in Northern Scotland. Proc. Malac. Soc. Lond., 38: 269-299.

——— CURREY, J. D. 1963a. Area effects in Cepaea. Phil. Trans. R. Soc. Lond., B, 246: 1-81.

——— CURREY, J. D. 1963b. Differences in interactions between selective forces acting in the wild on certain pleiotropic genes of Cepaea. Nature, 197: 411-412.

——— CURREY, J. D. 1964. The causes of "area effects". Heredity, 18: 467-471.

——— KING, J. M. B., SHEPPARD, P. M. 1960. New data on the genetics of polymorphism in the land-snail Cepaea nemoralis (L.). Genetics, 45: 393-411.

- GAIN, A. J., SHEPPARD, P. M. 1950. Selection in the polymorphic land-snail Cepaea nemoralis (L.). *Heredity*, 4: 275-294.
- SHEPPARD, P. M. 1957. Some breeding experiments with Cepaea nemoralis (L.). *J. Genet.*, 55: 195-199.
- SHEPPARD, P. M., KING, J. M. B. 1968. Studies on Cepaea. I. The genetics of some morphs and varieties of Cepaea nemoralis (L.). *Phil. Trans. R. Soc., B*, 253: 383-396.
- CAMERON, R. A. D. 1969a. The distribution and variation of Cepaea nemoralis L. near Slievecarran; Country Clare and Country Galway, Eire. *Proc. Malac. Soc. Lond.*, 38: 439-450.
- 1969b. The distribution and variation of three species of land-snail near Rickmansworth Hertfordshire. *Zool. J. Linn. Soc.*, 48: 83-111.
- 1969c. Predation by song thrushes Turdus ericetorum (Turton) on the snails Cepaea hortensis (Mill.) and Arianta arbustorum (L.) near Rickmansworth. *J. Anim. Ecol.*, 38: 547-553.
- 1970a. The effect of temperature on the activity of three species of Helicoid snails (Mollusca: Gastropoda). *J. Zool. Lond.*, 162: 303-315.
- 1970b. The survival, weight-loss and behaviour of three species of land snails in conditions of low humidity. *J. Zool. Lond.*, 160: 143-157.
- 1973. Some woodland mollusc faunas from Southern England. *Proc. 4th Europ. Malac. Congr.*, 14: 355-370.
- CARTER, M. A., HAYNES, F. N. 1971. The shell polymorphism of Cepaea nemoralis and the effect of climate. *Colloque Cepaea*, Paris.
- CARTER, M. A., HAYNES, F. N. 1973. The variation of Cepaea nemoralis in three Pyrenean valleys. *Heredity*, 31: 43-74.

- CAMERON, R. A. D., COOK, L. M. 1971. Cepaea nemoralis (L.) on Whitebarrow
Soar, Lancashire. *Proc. Malac. Soc. Lond.*, 39: 399-408.
- CARSON, H. L. 1955. The genetic characteristics of marginal populations of
Drosophila. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 20: 276-287.
- CARTER, M. A. 1968a. Thrush predation of an experimental population of the
snail Cepaea nemoralis (L.). *Proc. Linn. Soc. Lond.*, 179: 241-249.
- 1968b. Studies on Cepaea. II. Area effects and visual selection in
Cepaea nemoralis (L.) and Cepaea hortensis. *Phil. Trans. R. Soc.*
Lond., B, 253: 397-446.
- CLARKE, B. 1966. The evolution of morph-ratio clines. *Am. Naturalist*, 100:
389-402.
- 1968. Balanced polymorphism and regional differentiation in land
snails. In Drake, F. T., *Evolution and environment*, pp. 351-368.
New Haven & London: Yale University Press.
- 1969. The evidence for apostatic selection. *Heredity*, 24: 347-352.
- DIVER, C., MURRAY, J. 1968. Studies on Cepaea. VI. Spatial and tem-
poral distribution on phenotypes in a colony of Cepaea nemoralis
(L.). *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B, 253: 519-548.
- COOK, L. M. 1966. Notes on two colonies of Cepaea nemoralis (L.) polymor-
phic for white lip. *J. Conch.*, 26: 125-130.
- 1967. The genetics of Cepaea nemoralis. *Heredity*, 22: 397-410.
- O'DONALD, P. 1971. Shell size and natural selection in Cepaea nemora-
lis. *Ecological genetics and evolution*. R. Creed ed. Oxford: Black-
well. pp. 93-108.
- PEAKE, J. F. 1960. A study of some populations of Cepaea nemoralis
(L.) from the Dartry Mountains Co. Sligo. *Proc. Ireland Malac. Soc.*,
34: 1-11.

- COURSOL, J., LAMOTTE, M. 1973. Distribution conjointe des fréquences géniques en deux locus liés dans populations naturelles de Cepaea nemoralis (L.) (mollusques pulmonés). Le cas des locus B et C dans les populations de la Somme, de la Bretagne et de l'Aquitaine. C. R. Acad. Sci., Paris, (Ser. D), 277: 1377-1380.
- CURREY, J. D., ARNOLD, R. W., CARTER, M. A. 1964. Further examples of variation of populations of Cepaea nemoralis with habitat. Evolution, 18: 111-117.
- DARLINGTON, C. D. 1958. The evolution of genetic systems. Edimburgo: Oliver and Boyd.
- DOBZHANSKY, Th. 1970. Genetics of the evolutionary process. New York and London: Columbia.
- FISHER, R. A. 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford: Oxford University Press.
- FORD, E. B. 1940. Polymorphism and taxonomy. Ed. J. Huxley, The new systematics. Oxford: Clarendon Press.
- 1971. Ecological genetics. London: Chapman and Hall.
- GERMAIN, L. 1930. Mollusques terrestres et fluviatiles (1re partie). Faune de France, 21. Paris: Lechevalier.
- GOODHART, C. B. 1963. "Area effects" and nonadaptive variation between populations of Cepaea (Mollusca). Heredity, 18: 459-465.
- GRIME, J. P., BLYTHE, G. M., THORNTON, J. D. 1970. Food selection by the snail Cepaea nemoralis L. British Ecol. Soc. Symp., 10: 73-99.
- MACPHERSON-STEWART, S. F., DEARMAN, R. S. 1968. An investigation of leaf palatability using the snail Cepaea nemoralis. J. Ecol., 56: 405-420.
- GUERRUCCI, M. A. 1966. Recherches sur les populations naturelles de Cepaea

- nemoralis en Bretagne. Arch. Zool. Exp. Gén., 107: 369-417.
- GUERRUCCI, M. A. 1978. Le polymorphisme de la coquille dans les populations naturelles de Cepaea hortensis (Müll.): étude des facteurs de diversité et de maintien du polymorphisme. Publ. Lab. Zool. (Paris), 13.
- HAAS, F. 1929. Fauna malacológica terrestre y de agua dulce de Cataluña. Treb. Mus. Cien. Nat. Barcelona, 13: 1-491.
- HEATH, D. J. 1975. Colour, sunlight and internal temperatures in the land-snail Cepaea nemoralis. Oecologia, 19: 29-38.
- HEWITT, G. M., JOHN, B. 1967. The B-chromosome system of Myrmeleotettix maculatus (Thunb.). III. The statistics. Chromosoma, 21: 140-162.
- HIDALGO, J. G. 1875. Catálogo iconográfico y descriptivo de los moluscos terrestres de España, Portugal y las Baleares. Madrid: Segundo Martínez.
- HILL, W. G., ROBERTSON, A. 1968. Linkage disequilibrium in finite populations. Theor. Appl. Genet., 38: 226-231.
- JOHN, B. 1965. A review of E. Mayr: Animal species and evolution. Heredity, 19: 744-745.
- LEWIS, K. R. 1965. The meiotic system. Protoplasmatologia, VI/fI. Viena and New York: Springer.
- JONES, J. S., IRVING, A. J. 1975. Gene frequencies, genetic background and environment in Pyrenean populations of Cepaea nemoralis (L.). Biol. J. Linn. Soc., 7: 249-259.
- LEITH, B. H., RAWLINGS, P. 1977. Polymorphism in Cepaea: a problem with too many solutions?. Ann. Rev. Ecol. Syst., 8: 109-143.
- KLEINERT, M. 1909. En Makino, S. 1951. Chromosome numbers in animals. Ames: Iowa St. Coll. Press.
- KNIGHTS, R. W. 1979. Experimental evidence for selection on shell size in

- Cepaea hortensis (Müll.). *Genetica*, 50: 51-60.
- LAMOTTE, M. 1951. Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de Cepaea nemoralis (L.). *Bull. Biol. Fr. Belg.*, (suppl.), 35: 1-239.
- 1954. Sur le déterminisme génétique du polymorphisme, chez Cepaea nemoralis. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 239: 365-367.
- 1959. Polymorphism of natural populations of Cepaea nemoralis (L.). *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 24: 65-86.
- 1966. Les facteurs de la diversité du polymorphisme dans les populations naturelles de Cepaea nemoralis (L.). *Lav. Soc. Malacol. Ital.*, 3: 33-73.
- 1968a. Influence de l'altitude sur la fréquence du caractère "absence de bandes" dans les populations de Cepaea nemoralis (Mollusques, Helicidae) des Pyrénées françaises. *C. R. Acad. Sci., Paris*, (D), 267: 1649-1652.
- 1968b. Les traits généraux du polymorphisme de la coquille dans les populations naturelles de Cepaea nemoralis (Mollusque Helicidae) des Pyrénées françaises. *C. R. Acad. Sci., Paris*, (D), 267: 1318-1321.
- 1972. Le caractère "péristome blanc" dans les populations de C. nemoralis L. (Moll. pulmonés) de la vallée de l'Ariège. *C. R. Acad. Sci., Paris*, (D), 274: 1558-1561.
- LANG, A. 1904. Ueber Vorversuche zu Untersuchungen über die Varietätsbildung von Helix hortensis (Müll.) und Helix nemoralis L. *Deutschr. Med. Naturwiss. Gesellsch. Jena*, II, 439.
- 1906. Ueber die Mendelschen Gesetze Art- und Varietätenbildung, Mutation und Variation, insbesondere bei unsere Hain- und Gartenschnecken. *Verh. Schweiz. Naturforsch. Ges.*, 88: 209-254.

- LANG, A. 1911. Fortgesetzte Vererbungsstudien. I. Albinismus bei Bänderschnecken. Zeit. Indukt. Abst. Vererbun., 5: 97-138.
- 1912. Vererbungswissenschaftliche Miscellen. Zeit. Indukt. Abst. Vererbun., 8: 233-283.
- LEVAN, A., FREDGA, K., SANDBERG, A. A. 1964. Nomenclature for centromeric position of chromosomes. Hereditas, 52: 201-220.
- LEVITAN, M. 1961. En Lewontin, R. C. 1974. The genetic basis of evolutionary change. New York and London: Columbia.
- LEWONTIN, R. C. 1971. En Lewontin, R. C. 1974. The genetic basis of evolutionary change. New York and London: Columbia.
- LINCOLN, F. C. 1930. Calculating waterfold abundance on the basis of banding returns. USDA Circular, 118: 1-4.
- MARGALEF, R. 1974. Ecología. Barcelona: Omega.
- MAYR, E. 1963. Animal species and evolution. Cambridge (Mass.): Harvard University Press.
- MONTERRAT-RECORDER, P. 1971a. El ambiente vegetal jacetano. Pirineos, 101: 5-22.
- 1971b. El clima subcántabrico en el Pirineo occidental español. Pirineos, 102: 5-12.
- MURRAY, J. J. 1963. The inheritance of some characters in Cepaea hortensis and Cepaea nemoralis (Gastropoda). Genetics, 48: 605-615.
- 1964. Multiple mating and effective population size in Cepaea nemoralis. Evolution, 18: 283-291.
- OHNUKI, Y. 1965. Demonstration of the spiral structure of human chromosomes. Nature, 208: 916-917.
- OOSTERHOFF, L. M. 1977. Variation in growth rate as an ecological factor in the land-snail Cepaea nemoralis (L.). Neth. J. Zool., 27: 1-132.

- PAGE, C. 1978. The karyotype of the land-snail Cepaea nemoralis (L.). *Heredity*, 41: 321-325.
- PARR, M. J., GASKELL, T. J., GEORGE, B. J. 1968. Capture-recapture methods of estimating animal numbers. *J. Biol. Educ.*, 2: 95-117.
- PERROT, M. 1938. Recherches sur les chromosomes des pulmonés stylommatophores (note préliminaire). *C. R. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève*, 54: 119-121.
- PLOUGH, H. H. 1917. En Lacadena, J. R. 1973. *Genética*. Madrid: Agesa.
- PRICE, D. J. 1974. Variation in chiasma frequency in Cepaea nemoralis. *Heredity*, 32: 211-217.
- 1975a. Position and frequency distribution of chiasmata in Cepaea nemoralis (L.). *Caryologia*, 28: 161-268.
- 1975b. Chiasma frequency variation with altitude in Cepaea hortensis. *Heredity*, 35: 221-229.
- BANTOCK, C. R. 1975. Marginal populations of Cepaea nemoralis (L.) on the Brendon Hills, England. II. Variation in chiasma frequency. *Evolution*, 29: 278-286.
- PUIGDEFABREGAS, J. 1970. Características de la inversión térmica en el extremo oriental de la depresión interior altoaragonesa. *Pirineos*, 96: 21-50.
- BALCELLS, E. 1970. Relaciones entre la organización social y la explotación del territorio en el valle de El Roncal (Navarra oriental). *Pirineos*, 98: 5-12.
- SACCHI, C., VALLI, G. 1975. Recherches sur l'écologie des populations naturelles de Cepaea nemoralis (L.) (Gastr., Pulmonata) en Lombardie méridionale. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 116: 549-578.
- SELMIAIR, H. 1956. Verhaltens- Resistenz- und Gehäuseunterschiede bei den

polymorphen Banderschnecken. Cepaea hortensis (Müll.) und Cepaea nemoralis (L.). Biol. Zentbl., 75: 281-313.

SCHILDER, F. A. 1926. Zur Variabilität von Cepaea. Zeit. Induk. Abst. Ver., 39: 249-280.

—— 1950. Die Ursachen der Variabilität bei Cepaea. Biol. Zbl., 69: 79-103.

—— SCHILDER, M. 1957. Die Bänderschnecken Europas. Jena: Fisher.

SCHNETTER, M. 1950. Veränderungen der genetischen Konstitution in natürlichen Population der polymorphen Bänderschnecken. Verh. Deuts. Zool., Marburg, 192-206.

SEIBERT, H. 1876. Ueber das Verhalten der Bändervarietäten von Helix hortensis M. und Helix nemoralis L. bei der Fortpflanzung. Nachrbl. Deut. Malakozool. Ges., 8: 65-67.

SHAW, D. A. 1971a. Genetic and environmental components of chiasma control. I. Spatial and temporal variation in Schistocerca and Stethophyma. Chromosoma, 34: 281-301.

—— 1971b. The supernumerary segment system of Stethophyma. II. Heterochromatin polymorphism and chiasmata variation. Chromosoma, 34: 19-39.

SHEPPARD, P. M. 1951. Fluctuations in the selective value of certain phenotypes in the polymorphic land snail Cepaea nemoralis (L.). Heredity, 5: 125-134.

—— 1958. Natural selection and heredity. London: Hutchinson.

SIMPSON, E. H. 1949. Measurement of diversity. Nature, 163: 688.

SOLER-SAMPERE, M., PUIGDEFABREGAS, C. 1972. Esquema litológico del alto Aragón occidental. Pirineos, 106: 5-15.

TURNER, J. R. G. 1967a. Why does the genotype not congeal?. Evolution, 21: 645-656.

- TURNER, J. R. G. 1967b. On supergenes. I. The evolution of supergenes. *Am. Nat.*, 101: 195-221.
- WEBER, F. 1968. Die intraspezifische Variabilität des heterochromatischen Armes eines Chromosoms bei der Gattung Carabus L. (Coleoptera). *Chromosoma*, 23: 288-308.
- WHITE, M. J. D. 1973. *Animal cytology and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- WILLIAMSON, P., CAMERON, R. A. D. 1976. Natural diet of the land-snail Cepaea nemoralis. *Oikos*, 27: 493-500.
- CAMERON, R. A. D., CARTER, M. A. 1976. Population density affecting adult shell of snail Cepaea nemoralis L. *Nature*, 263: 496-497.
- CAMERON, R. A. D., CARTER, M. A. 1977. Population dynamics of the land-snail Cepaea nemoralis L.: a six year study. *J. Anim. Ecol.*, 46: 181-194.
- WOLDA, H. 1963. Natural populations of the polymorphic land snail Cepaea nemoralis L. *Arch. Néerl. Zool.*, 15: 381-471.
- 1969. Fine distribution of morph frequencies in the snail Cepaea nemoralis near Groningen. *J. Anim. Ecol.*, 38: 305-327.
- ZWEPPE, A., SCHUITEMA, K. A. 1971. The role of food in the dynamics of populations of the land-snail Cepaea nemoralis. *Oecologia*, 7: 361-381.

